WISSENSCHAFTLICHE ZEITSCHRIFT DER HUMBOLDT-UNIVERSITÄT ZU BERLIN

Mathematisch-Naturwissenschaftliche Reihe

Jg. VIII (1958/59) Nr. 3

Als Manuskript gedruckt

— Wiss. Z. Humboldt-Univ. Berlin, Math.-Nat. R. VIII (1958/59) 3 —

(Aus dem Zoologischen Institut der Humboldt-Universität zu Berlin)

Histo-physiologische Untersuchungen über die Aktivitätsperiodik bei Carabiden*

Von Herbert Klug

INHALT

A. Einleitung und Fragestellung

B. Material und Technik

C. Die Aktivitätsperiodik der Carabiden

a) die Jahresperiodik

b) die Tagesperiodik

D. Die Zeitgeber der Aktivitätsperiodik

a) Begriffserklärung

b) Licht — Dunkelheit

c) Die Temperatur

d) Die Luftfeuchtigkeit

e) Biotische Faktoren

f) Die Wirkung von Pharmaka

E. Die endogenen Faktoren der Periodik

a) Bau des Nervensystems der Carabiden

1. Entwicklung
2. Elemente des Nervengewebes
3. Das Gehirn der Carabiden
4. Das Bauchmark der Carabiden

α) Das Unterschlundganglion

β) Die Thorax- und Abdominalganglien

5. Das Viszeralnervensystem

b) Die innersekretorischen Organe der Carabiden

1. Die Corpora allata der Carabiden

α) Entwicklung und Bau

β) Funktion der Corpora allata

2. Die Corpora cardiaca der Carabiden

α) Entwicklung und Bau

β) Funktion der Corpora cardiaca

c) Die Beziehungen der inkretorischen Organe zur Aktivitätsperiodik der Carabiden

1. Jahresperiodische Erscheinungen

α) der Corpora allata

β) der Corpora cardiaca

γ) der neurosekretorischen Zellen des Gehirns

δ) des Unterschlundganglions

2. Tagesperiodische Erscheinungen

α) Die Corpora allata

β) Die neurosekretorischen Zellen

γ) Das Unterschlundganglion

d) Exstirpationen und Implantationen

F. Diskussion

G. Ergebnisse

A. Einleitung und Fragestellung

Die Bewegungsfähigkeit oder Motilität ist nicht nur eines der augenfälligsten Kriterien, sondern auch die auffälligste Erscheinung des tierischen Organismus. Dadurch ist er befähigt, mit Hilfe seiner Sinnesorgane sich einen individuellen und artgemäßen Lebensraum mit den optimalen Lebensbedingungen aufzusuchen, in dem er jederzeit sein geeignetes Präferendum (Wärme-, Lichtpräferendum usw.) vorfindet.

Infolge ihrer Bewegungsfähigkeit sind aber auch die Tiere in der Lage, ihre Nahrungsquellen aufzusuchen bzw. ihre Beute zu erjagen und ihren Feinden zu entfliehen; kurzum: das funktionelle Zusammenspiel von Sinnesorganen und Bewegungsorganen ermöglicht es ihnen, eine individuelle, aktive Lebensweise zu gestalten. Durch die Sinnesorgane als Vermittler exogener Reize stehen die tierischen Organismen in ständiger Beziehung zu ihrer Umwelt und reagieren auf diese mit „Ruhe" oder „Aktivität", je nach den ökologischen Erfordernissen. Dabei kann der Begriff „Ruhe" nur relativ, nämlich als ein bestimmter Grad der Aktivität angesehen werden. Eine absolute „Ruhe" liegt nur vor, wenn sämtliche funktionellen Vorgänge im Organismus zum Stillstand gekommen sind.

Die exogenen Reizfaktoren wie Licht, Dunkelheit, Temperatur, Feuchtigkeit, aber auch Nahrungsquellen wirken nun nicht — von einigen Ausnahmen abgesehen — kontinuierlich auf den Organismus ein, sondern diskontinuierlich und sogar sehr häufig in einem konstanten rhythmischen Wechsel. So bewirkt z. B. der stete Tag- und Nachtwechsel eine Rhythmik der Licht-Dunkelverhältnisse, merkliche Temperaturschwankungen und größtenteils auch Feuchtigkeitsunterschiede.

Aber auch jahresperiodische Schwankungen in bezug auf Temperatur und Nahrungsquelle wirken in gewissem Sinne auf die Verhaltensweise des Tieres. Jedes

* Dissertation Berlin 1958.

Promotion: 19. 12. 1958

R. UNIV. BIBLIOTHEK LEIPZIG

Tier wird also bei normalen physiologischen Grundlagen, entsprechend seinem Bau- und Funktionsplan, auf den einen oder anderen reizwirksamen Umweltfaktor mit Teilsystemen seines Körpers (partielle Reaktion) oder aber auch mit dem Gesamtorganismus (Totalreaktion) mit einem positiven (Aktivität) oder einem negativen (Ruhe) Verhalten antworten.

So ist es denn auch nicht verwunderlich, wenn zahlreiche Tiere sich mit einzelnen Organsystemen oder auch mit dem Gesamtorganismus in bezug auf deren Funktion bzw. ihre Lebensäußerungen dem rhythmischen Wechsel der reizwirksamen abiotischen Umweltfaktoren „angepaßt" haben. Die ostindische Stabheuschrecke Carausius morosus z. B. ist in der Nacht dunkler gefärbt als am Tage, wo horizontale und vertikale Wanderungen von Pigmenten in der Hypodermis zur Aufhellung führen. Ähnlich läuft auch bei der Geigerkrabbe (Uca) eine rhythmische Hell- und Dunkelfärbung dem Tag- und Nachtwechsel parallel (Knowles, 1955).

Aber auch in ihrer allgemeinen Aktivität folgen viele Tiere dem rhythmischen Tag- und Nachtwechsel oder lassen eine jahreszeitliche Periodizität erkennen, wobei die kalte Jahreszeit vielfach durch eine eingelegte Winterruhe (Winterschlaf vieler Wirbeltiere und Wirbelloser) oder durch Aufsuchen wärmerer Gegenden (Zugvögel) überdauert wird. Derartige Beobachtungen legen natürlich die Vermutung nahe, daß das rhythmische Verhalten der Tiere weitgehend durch exogene Faktoren bewirkt wird. Und in der Tat ließ sich auch bei zahlreichen Wirbellosen ein nur exogen bedingter Rhythmus nachweisen. Daß nun aber die Lebensäußerungen der Organismen in den meisten Fällen nicht nur eine einfache Resonanz der Umwelteinwirkungen darstellen, sondern vielfach endogen bedingt sein müssen, zeigen z. B. Noktuiden, bei denen eine rhythmische Pigmentwanderung in den Ommatidien stattfindet, die nicht vom Hell-Dunkel-Wechsel stimuliert wird und auch bei anhaltender Dunkelheit persistiert (Horstmann, 1938). Solche Beispiele lassen sich um viele vermehren.

Auch von Carabiden ist bekannt, daß sie sich als Nachttiere dem Licht-Dunkel-Wechsel angepaßt haben und außer der Winterruhe offensichtlich unter natürlichen Verhältnissen auch noch eine Sommerruhe einlegen. Wieweit diese lokomotorische Aktivitätsrhythmik lediglich von exogenen Faktoren bewirkt oder von einem endogenen Regulationssystem gesteuert wird, soll in der vorliegenden Arbeit dargelegt werden.

Das Thema wurde mir von Herrn Dr. Tembrock überlassen. Unter seiner Leitung führte ich die Arbeit am Zoologischen Institut der Humboldt-Universität zu Berlin durch. Für das rege Interesse am Gedeihen der Arbeit und deren stete Förderung danke ich Herrn Dr. Tembrock aufrichtigst.

Auch Herrn Prof. Dr. Gersch (Jena) und Herrn Dr. Spannhof sei für wertvolle Hinweise gedankt.

B. Material und Technik

a) Material

In der vorliegenden Arbeit gelangten fast ausschließlich Käfer der Gattung Carabus, also Laufkäfer im engeren Sinne, zur Untersuchung. Wie schon der Name sagt, erfolgt deren Fortbewegung auch vorwiegend durch Laufen, wobei ihnen ihre drei Paar langen, kräftigen Beine sehr zustatten kommen. Demzufolge kann man bei den meisten Arten dieser Gattung eine teilweise oder vollständige Reduktion des zweiten Flügelpaares (Alae) beobachten, während das erste Flügelpaar als stark chitinisierte Elytren Teile des Thorax und das Abdomen des Tieres von dorsal bedeckt und dadurch einen guten Schutz gegen mechanisch-chemische Umwelteinwirkungen und Feinde bietet. Beide Flügel sind in der Mediane so fest miteinander verbunden, daß ein Spreizen bei manchen Arten nur schwer oder nicht mehr möglich ist. Bei Carabus hortensis L. konnte ich in einigen Fällen in den Abendstunden ein Spreizen der Deckflügel beobachten; bei dieser Art sind die Alae auch noch gut entwickelt. Jedoch konnte ich auch hier niemals eine Fortbewegung unter Flügelbenutzung beobachten, so daß auch hier ein Flugvermögen angezweifelt werden muß, während dies bei Carabus granulatus L. mehrmals beobachtet worden ist[1].

Im allgemeinen sind die Tiere Fleischfresser, verschmähen in der Gefangenschaft aber auch kein süßes Obst (Birnen, Bananen). Die Nahrungssuche und -aufnahme erfolgen im allgemeinen nur nachts. Sehr hungrige Tiere konnte ich allerdings auch während des Tages bei der Nahrungsaufnahme beobachten. Dies gilt vor allen Dingen für C. auratus, der sich überhaupt in seiner Lebensweise von den meisten anderen Carabusarten etwas abweichend verhält.

Tagsüber befinden sich die Tiere in ihrem Versteck, z. B. unter Laub, Steinen, Baumstümpfen und Moos. Die Tiere verstehen es aber auch ausgezeichnet, sich in lockerem Erdboden einzugraben. So fand ich vor allen Dingen C. nemoralis (Müll.) in Käfergräben stets eingegraben, soweit der Untergrund dies zuließ.

Zur Untersuchung gelangten etwa 350 Tiere. Rund 80% davon waren Hainlaufkäfer (C. nemoralis Müll.). Der Rest verteilte sich auf C. hortensis L., C. violaceus L., C. glabratus Payk., C. cancellatus Illig., C. auratus L., C. granulatus L., C. problematicus Herbst, Procrustes coriaceus L. und C. linnei Panz. Die Tiere wurden in der näheren Umgebung Berlins gesammelt. Hierzu hatte ich mir vielerorts einzelne „Käfergruben" ausgehoben oder zumindest alte ausgebessert, die dann so beschaffen waren (glatte, steile Wände), daß hineingeratene Tiere nicht mehr entkommen konnten. Die Sammelaktion erfolgte von März bis November. In der Gefangenschaft wurden die Tiere unter weitgehend normalen Bedingungen gehalten. Sie befanden sich entweder einzeln, paarweise oder in einer größeren Anzahl in Behältern, deren Boden mit einer drei bis fünf Zentimeter dicken Sand-Mull-Schicht bedeckt war, die möglichst gleichmäßig feucht gehalten wurde. Außerdem enthielten sie noch Versteckmöglichkeiten in Form von Moos, Laub, Steinen oder Holz. Während der Wintermonate wurde ein Teil unter möglichst normalen Bedingungen belassen, während der andere Teil in einem beheizten Raum gehalten wurde. Die Fütterung der Tiere erfolgte vorwiegend mit Pferdefleisch, aber auch Schnecken, Regenwürmer und Obst wurden verabreicht. Die Nahrung wurde am Spätnachmittag oder in den frühen Abendstunden auf „Futterblättchen" ausgelegt. Dies waren kleine, quadratisch geschnittene weiße Papierblättchen, auf die kleine Fleischportionen aufgelegt wurden.

b) Technik

Die Caraben zeichnen sich durch einen sehr festen Chitinpanzer aus, der bei der Präparation und bei der Herstellung von Schnittpräparaten zunächst große Schwierigkeiten bereitete. Besonders der Kopf ist von einer äußerst festen Chitinkapsel umschlossen, deren mechanische Festigkeit durch die runde Form noch erhöht wird. Dies war um so nachteiliger, als ich für

[1] Mündliche Mitteilung von Herrn Dr. Tembrock.

meine Untersuchungen unbedingt lückenlose Schnittserien benötigte. Es mußte daher versucht werden, den Chitinpanzer irgendwie zu entfernen oder zu erweichen. Die Anwendung von Chemikalien (z. B. Diaphanol) führte nicht zu dem gewünschten Erfolg. Eine mechanische Entfernung der Kopfkapsel stieß wegen der Kleinheit des Objektes einerseits und der festen Verbindung der Kopfmuskulatur an dieser Kapsel andererseits auf große Schwierigkeiten und konnte daher ebenfalls nicht angewendet werden. Zur Gehirnpräparation sowie zur Anfertigung von brauchbaren Schnittpräparaten wurde schließlich nachstehende Methode angewendet.

Die Tiere wurden durch Vereisung der dorsalen Kopfpartie mit Chloräthyl betäubt und dann in einen passenden (in bezug auf Länge und Durchmesser) aufgeschnittenen Gummischlauch so gelegt, daß Kopf und Prothorax herausragten. Der Schlauch wurde dann mit einem dünnen Draht fest umwickelt und die hintere Schlauchöffnung sowie die Lücken der vorderen zwischen Tier und Schlauchwand wurden mit Papier locker verstopft. In dieser Weise wurden die Tiere dann sofort derartig in eine kleine Glasschale mit flüssigem Paraffin gelegt, daß der Schlauchschlitz aus dem Paraffin herausragte (Atmung) und nur Kopf und Prothorax vom Paraffin bedeckt waren. Nach der Erhärtung des Paraffins (sie wurde durch Wasserkühlung — ohne dabei die Atmung zu gefährden — relativ schnell erreicht) wurde unter Insekten-Ringerlösung[2] der Kopf dorsal und seitlich vom Chitin befreit. Dabei wurde zunächst mit einer Lanzette die Kopfkapsel dorsal angebohrt und anschließend das Chitin stückweise ausgebrochen. Auf diese Weise ließ sich das Chitin sehr leicht und ohne Anhaften von Muskulatur vom Kopf entfernen. Anschließend konnten das Gehirn und die Corpora allata herauspräpariert werden. Bei der Herstellung von Schnittpräparaten wurden meistens die Organe im Kopf belassen, und nach Entfernung des dorsalen Chitins (wie eben beschrieben) wurde der Kopf mit einer Rasierklinge vom Thorax getrennt und sofort in die Fixierflüssigkeit gelegt. Bei Gehirnexstirpationen überstanden rund 90% der Tiere diese Operation.

Für Schnittpräparate wurden nach der Fixierung und Hochführung durch die Alkoholreihe die Objekte 24 Stunden mit Paraffin durchtränkt und anschließend in Paraffinschälchen gebettet. Nach dem Erkalten des Paraffins wurden die restlichen (ventralen) Chitinteile vom Kopf entfernt. Nach nochmals einstündigem Aufbewahren in flüssigem Paraffin wurden dann die Objekte endgültig zu schnittfertigen Paraffinblöcken geformt. Auf diese Weise erzielte ich trotz des harten und umfangreichen Tentoriums lückenlose Schnittserien. In Sonderfällen wurde die Einbettung in Celloidin-Paraffin vorgenommen. Die Schnittdicke betrug 5 µ, bei Übersichtspräparaten 8 µ.

Als Fixierflüssigkeit wurde zur Herstellung von Übersichtspräparaten Bouin verwendet; zum Nachweis der neurosekretorischen Zellen Zenker-Formol, in einigen Fällen auch Osmiumsäure-Chromsäure. Als Intermedium fand fast ausschließlich Methylbenzoat Verwendung, was den Vorteil hatte, daß bei der Entwässerung der absolute Alkohol übergangen werden konnte, wodurch ein zusätzliches Erhärten der Objekte vermieden wurde. Auch Äthylenchlorid erwies sich als brauchbares Intermedium. Die Färbung bei Übersichtspräparaten erfolgte mit Hämalaun-Eosin bzw. mit Azan. Neurosekrete wurden fast ausschließlich mit der Trichromalaun-Hämatoxylin-Phloxin-Färbung nachgewiesen. Bei Fixierung mit Osmiumsäure gelang ihr Nachweis auch mit Karbolsäurefuchsin-Kristallviolett-Aurantia. Bei Anwendung der ersten Methode werden die Neurosekrete dunkelblau, bei der letzten leuchtend rot gefärbt.

Bei Kernzählungen (zur Ermittlung der Anzahl der Zellen) wurden jeweils nur solche Kerne der Präparate notiert, die einen deutlichen Nukleolus erkennen ließen. Dadurch wurde vermieden, daß einzelne Kerne zweimal gezählt wurden. Zellkernmessungen wurden mit einem Meßokular durchgeführt und hierbei nur die Kerne gemessen, die auf dem Präparat gleichmäßig rund erschienen. Das Messen erfolgte bei hundertfacher Vergrößerung. Vergleichsweise wurden auch die Kerne mit dem Zeichenspiegel herausgezeichnet und anschließend der Durchmesser bestimmt. Beide Methoden führten zu dem gleichen Resultat.

Weitere Einzelheiten über Methoden und Technik werden an gegebener Stelle angeführt.

C. Die Aktivitätsperiodik der Carabiden

a) die Jahresperiodik

Wie die meisten poikilothermen Tiere werden auch die Caraben in ihrer Lebensweise weitgehend von klimatischen Bedingungen beeinflußt. Demzufolge entfalten sie in der mitteleuropäischen Breitenregion auch nur vom Frühling bis in den Herbst ein aktives Leben und sind während der Wintermonate inaktiv. Während dieser Zeit ruht nicht nur unter natürlichen Bedingungen ihre lokomotorische Aktivität, sondern unterbleiben auch die Nahrungsaufnahme und die Fortpflanzung. Unter 0 °C verfallen die Tiere allgemein in eine Kältestarre und können so auch tiefere Temperaturen ohne jeden Schaden überstehen. So stellte ich z. B. mehrere Tiere verschiedener Arten während einer Frostperiode für drei Tage in einem größeren Gefäß ins Freie. Das Gefäß enthielt eine lockere Sand-Mull-Schicht von etwa 15 cm Dicke sowie einige oberirdische Versteckmöglichkeiten. Die Tiere hatten sich alle eingegraben — einzelne recht oberflächlich. Die Temperatur sank nachts während der angeführten Tage bis auf minus 10 °C. Nach den genannten drei Tagen waren alle Tiere in der Bodenmasse erstarrt, einige z. T. in Erdklumpen eingefroren. Als ich sie dann am dritten Tage aus der Sandschicht hervorholte und sie so während der Nacht in einem geheizten Raum stehen ließ, konnte ich am nächsten Morgen feststellen, daß alle Tiere die Kälte ohne Schaden überstanden hatten.

Interessanterweise bleiben nun die Laufkäfer vom Frühling bis zum Beginn der Winterruhe nicht vollauf aktiv, sondern legen gewissermaßen noch eine Sommerruhe ein. Demzufolge hören die Tiere auf, ab Mitte bis Ende Juni Nahrung aufzunehmen, und verlassen ihr Versteck während dieser Zeit nicht mehr. Soweit es möglich ist, graben sie sich in den Boden ein. Dieser „Sommerschlaf" dauert den Juli durch bis Mitte August. Daß dieses Verhalten nicht nur für die Tiere in der Gefangenschaft zutrifft, sondern auch für die im Freien, kann man zunächst daraus schließen, daß man während dieser Zeit keine oder nur ganz vereinzelte Tiere in den genannten „Käfergräben" findet. Allerdings muß hier eingeflochten werden, daß die Begriffe „Sommerschlaf" und „Winterschlaf" für die Sommer- und Winterruhe der Tiere durchaus nicht angebracht sind, da sich diese Ruheperioden der Insekten ganz allgemein physiologisch von dem Winterschlaf der Säugetiere unterscheiden. So ist zum Beispiel die Sinnestätigkeit der Säuger während dieser Periode weitgehend herabgesetzt. Die Reflextätigkeit bleibt aber erhalten. Sinkt

[2] NaCl 7,5 g, KCl 0,35 g und $CaCl_2$ 0,21 g ad 1000 ml Aqua dest.

nun die Außentemperatur, so fällt damit parallel zunächst auch die Körpertemperatur, bis diese eine für jede Tierart bestimmte Temperaturschwelle erreicht hat, bei der dann reflektorisch die Wärmeregulierung einsetzt (Steigerung der Herz- und Atemfrequenz), wodurch ein weiteres Sinken der Körpertemperatur vermieden wird. Diese biologische Vorkehrung fehlt bekanntlich völlig den poikilothermen Tieren. Außerdem werden die Fettvorräte der Säuger während ihres Winterschlafes weitgehend verbraucht, während diese z. B. bei der Wanze Eurogaster integriceps Put. während der Winterruhe erhalten bleiben (USCHATINSKAJA, 1957). Auch bei Carabiden konnte ich während beider Ruhephasen — allerdings nur morphologisch — keine wesentliche Verringerung des Fettkörpers bemerken.

Für beide Ruheperioden der Carabiden soll daher hier der Begriff „Diapause" verwendet werden, der bisher im allgemeinen die Latenzperioden während der Entwicklung (im Ei- oder Puppenstadium) der Insekten bezeichnet. Es hat sich gezeigt, daß eine solche Arretierung des Wachstums wohl bei einigen Insektengruppen nur durch Einwirkung ungünstiger Entwicklungsbedingungen (Kälte, Trockenheit) bewirkt wird (homodynamische Insekten), bei vielen anderen dagegen (heterodynamische Insekten) auch unter günstigsten Verhältnissen eingehalten wird, so daß in solchen Fällen auf die arretierende Wirkung eines endogenen „Diapausefaktors" (Latenzstoff) geschlossen werden muß. Im ersten Falle sollte daher nicht von einer „Diapause" gesprochen werden, sondern darauf besser der Begriff „Quieszenz" angewendet werden. Sicherlich handelt es sich beim Diapausefaktor um ein oder mehrere Hormone und nicht bloß um eine Intoxikationswirkung von Stoffwechselprodukten.

Es besteht kein Zweifel, daß auch die beiden Ruhephasen der adulten Carabiden eine physiologische Vorbereitung erfahren und somit einer echten Diapause entsprechen, zumal bei diesen Tieren außer der Winter- auch noch eine Sommerdiapause eingeschaltet ist. Die lokomotorische Aktivität und der Stoffwechsel sind während dieser Perioden auf ein Minimum herabgesetzt. Demzufolge verläuft die Aktivität dieser Tiere innerhalb eines Jahres periodisch: Zwei Aktivitätsphasen werden jeweils durch zwei Ruhephasen unterbrochen. Mit Hilfe verschiedener Methoden, wie der Registrierung der Aktivität mittels eines Aktographen, durch Auslegen von „Futterblättchen" (s. o.) und „Sandbahnen", wurde die Periodik genauer ermittelt.

Die Aktographen bestanden aus zwei kommunizierenden Behältern in der Größe $8 \times 15 \times 6$ cm, von denen der eine als „Tagesraum" völlig dunkel und fest verankert den Tieren als Versteck diente, während der andere als „Laufgitter" sehr beweglich an diesen angeschlossen war und aus feinmaschigem Draht bestand. An dem Laufgitter war an einem Ende ein Schreibstift fest montiert, der die vertikalen Schwingungen, die durch die Bewegung der Käfer verursacht wurden, auf einer rotierenden Trommel mit einer Umdrehung je Tag registrierte. Nachteilig an dieser Apparatur, die nur mechanisch funktionierte, war allerdings, daß nicht die gesamte lokomotorische Aktivität der Tiere vermerkt wurde, wie z. B. die Laufaktionen im Versteckbehälter. Andererseits ist dieser Mangel auch als relativ zu betrachten, da er zu allen Zeiten und bei allen Tieren in Rechnung gezogen werden muß. Außerdem lassen die auf diese Weise gewonnenen Aktivitätskurven leider keine genauen Analysen der Intensität der Aktivität zu, da es bei ununterbrochener Aktivität der Tiere infolge der langsamen Umdrehung der Trommel zu einer vielfachen Amplitudendeckung kommt. Trotz aller Mängel und Nachteile der genannten Methoden erhält man ein den natürlichen Verhältnissen weitgehend adäquates Bild über die Aktivitätsperiodik der Carabiden. Die Frage, wieweit sich die Bedingungen in der Gefangenschaft, vor allen Dingen durch die weit überwiegende Fleischnahrung, negativ und modifizierend auf die Aktivität auswirken, kann nicht beantwortet werden. Es ist aber anzunehmen, daß die Veränderungen gegenüber den natürlichen Aktivitätsphasen trotz der genannten biologischen Abweichungen geringfügig sind. Danach werden die Tiere im März aktiv, beginnen bald darauf auch mit der Kopulation. Die Aktivitätsphase erreicht im April und Mai ihren Höhepunkt und klingt im Juni wieder allmählich ab, um Ende Juni ganz aufzuhören. Die Ruhephase dauert dann bis in den August. Während dieser Ruheperiode findet auch keine Nahrungsaufnahme statt. Falls die Tiere sich nicht eingegraben haben und sich lediglich unter einem Stück Holz oder Stein befinden, sind sie stets in muldenartigen Vertiefungen des Bodens anzutreffen, die ich als „Erdnester" bezeichnen möchte. Diese Vertiefungen kommen dadurch zustande, daß die Tiere sich auch während der Ruhephase wiederholt auf der Stelle um die eigene Körperachse drehen, dabei aber weitgehend mit der ventralen Körperfläche den Boden berühren. Von Mitte bis Ende August werden die Tiere wieder aktiv und bleiben es bis Ende Oktober bzw. Anfang November. Mit diesem Zeitpunkt beginnt dann die Winterdiapause. Errechnet man die Mittelwerte der Aktivitätsstunden während der einzelnen Monate und trägt diese Werte in ein Koordinatensystem ein, so erhält man eine charakteristische Kurve, wie sie Abb. 1 zeigt. Sie läßt deutlich eine diaphasische Jahresperiodizität der lokomotorischen Aktivität erkennen.

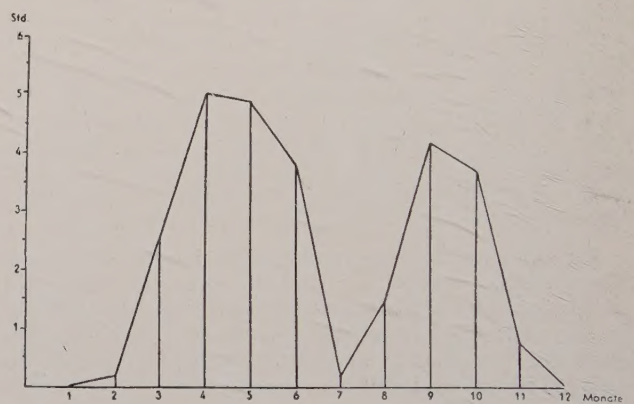

Abb. 1. Jahreszeitliche Aktivitätskurve von C. nemoralis. Die Kurve veranschaulicht die durchschnittliche Tagesaktivität der einzelnen Monate

b) die Tagesperiodik

Wie viele andere Nachttiere, so haben auch die Carabiden eine typische 24-Stunden-Periodik, die dem Tag- und Nachtwechsel folgt: die Aktivitätsphase fällt in die Nachtstunden, während die Ruhephase den Tag über andauert. Wie aus Abb. 2 hervorgeht, beginnt die Aktivitätsphase zwischen 20 und 21 Uhr mitteleuropäischer Zeit und endet unter normalen Bedingungen zwischen 5 und 7 Uhr.

Alle mitgeteilten Befunde gelten im wesentlichen für C. nemoralis; sie haben aber auch in weitestem Sinne für andere Carabusarten, wenn auch mit Einschränkungen, Gültigkeit. So beginnt z. B. die nächtliche Aktivitätsphase bei C. auratus etwas früher, wie überhaupt seine 24-Stunden-Periodik weniger charakteristisch ausgeprägt ist. Man sieht daher auch nicht selten diese Käferart in den frühen Abendstunden umherlaufen.

Freilich haben die Tiere nicht „ihren" individuellen Tagesrhythmus, der sich als solcher stets mit zeitlich gleichem Beginn und Ende äußert. Dies gilt auch für die Intensität der Aktivität, die ebenso wie deren Beginn und Ende täglich mehr oder weniger variiert. Sicherlich müssen zahlreiche physiologische Bedingungen gegeben sein, wenn eine Aktivität „ausgelöst" werden soll. Jedenfalls kann es nicht ein geophysikalischer, mit der Erdumdrehung synchronisierter Faktor sein, der die Aktivitätsphase einleitet und die Tagesruhe aufhebt.

Die Aktivität verläuft während der gesamten Phase nicht kontinuierlich, vielmehr treten deutlich zwei Aktivitätsmaxima zutage, von denen das erste in die letzten Abendstunden (22—24 Uhr), während das zweite in die frühen Morgenstunden (2—5 Uhr) fällt. Aktivitätskurven, die zu verschiedenen Jahreszeiten ermittelt

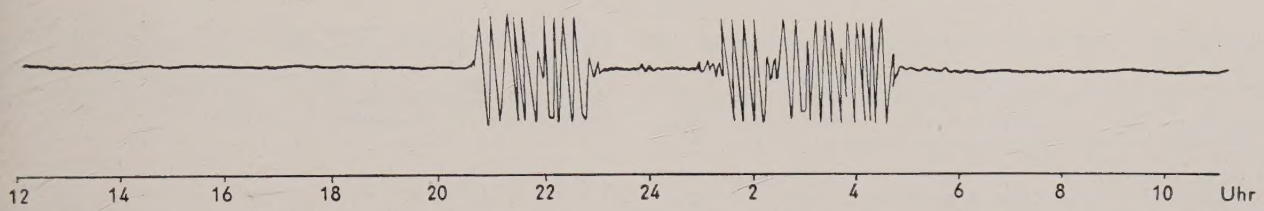

Abb. 2. Subsummierung der tageszeitlichen (diaphasischen) Aktivitätskurven mehrerer Tiere (C. nemoralis) unter annähernd normalen Bedingungen. Kurvenaufnahmen im Mai

wurden, zeigen in Beginn, Dauer und allgemeiner Form weitgehende Übereinstimmung (sind kongruent). Demzufolge verläuft dieser rhythmische Tag- und Nachtwechsel nicht parallel zum Sonnenauf- und -untergang. Bei alternden Tieren nimmt die Intensität während der Aktivitätsphase merklich ab; die Aktivitätsmaxima treten nicht mehr so deutlich in Erscheinung.

Während der Tagesruhe verfallen die Tiere keineswegs in einen Zustand der Starre. Vielmehr konnte ich bei ihnen in dieser Zeit, soweit ihr Unterschlupf oberirdisch war, häufig geringfügige lokale Bewegungen beobachten, die sich meistens in Kreisdrehungen, wie vorher bereits erwähnt, äußerten und dadurch zur Bildung der oben genannten „Erdnester" führten. Häufig hatten die Tiere in der Ruhepause ihre Beine derartig „angewinkelt", daß sie mit den Sterna auf der Unterlage verharrten und die Tarsen der beiden hinteren Extremitätenpaare, die gewöhnlich nach hinten gestreckt waren, den Boden nicht berührten.

Anders als hier mitgeteilt verhalten sich die Laufkäfer des Hohen Nordens, deren Aktivität im alpinen Wohngebiet (regio alpina, 700 m ü. N. N.) nur bei Dauerlicht des Hochsommers erfolgt. Die tageszeitliche Aktivität dieser Tiere (verschiedene Arten) ist völlig aperiodisch (G. Hempel und I. Hempel, 1955).

D. Die Zeitgeber der Aktivitätsperiodik

a) Begriffserklärung

Wie bereits in der Einleitung betont wurde, werden die Lebensäußerungen aller Tiere mehr oder weniger von den jeweiligen Umweltfaktoren beeinflußt. Nach näherer Betrachtung der lokomotorischen Aktivität der Carabiden lag es zunächst nahe anzunehmen, daß deren jahres- und tageszeitliche Periodizität durch einen Komplex exogener Faktoren weitgehend bedingt ist. Wie aber schon eingangs hervorgehoben wurde, trifft dies nur bei einem kleinen Teil von Tiergruppen zu, während bei den meisten anderen die reizwirksamen periodischen Umweltfaktoren nur im Sinne eines Zeitgebers (nach Aschoff, 1954) wirken, nicht aber die Ursache der Periodik selbst sind. Als solche (diese Zeitgeber) haben sie lediglich im Verlauf der Stammesgeschichte infolge ihrer chemisch-physikalischen und physiologisch-ökologischen Reizwirkung auf den Organismus eine Synchronisierung mit der Erdumdrehung bewirkt. Mit anderen Worten: Die rhythmischen Lebensäußerungen vieler Organismen sind den rhythmischen Vorgängen in der unbelebten und belebten Natur angepaßt. Einige Beispiele mögen dies erläutern. Die 0,2 mm langen Larven von Filaria bancrofti, der bekannten Erregerin der Elephantiasis in tropischen und subtropischen Ländern, haben einen bemerkenswerten Tagesrhythmus insofern, als sie erst nach Sonnenuntergang in den peripheren Blut- und Lymphgefäßen ihrer Wirte (Menschen) erscheinen, um sie bei Tagesanbruch wieder zu verlassen[3] (zitiert nach Hesse-Doflein). Die biologische Bedeutung dieser rhythmischen Erscheinung liegt darin, daß die Zwischenwirte (verschiedene Anophelesarten) während der Nacht zwecks Nahrungsaufnahme den Menschen anfliegen. Mit dem Blut gelangen dann die Larven in die Mücke, wo sie geschlechtsreif werden. Ein anderes Beispiel bietet der Apfelblattsauger (Psylla mali Geoffr.). Die Imagines dieser Blattflöhe legen ihre Eier im Oktober an die Knospen der Apfelbäume und entwickeln sich dann im Frühjahr auch unter günstigsten Außenbedingungen erst zu der Zeit, in der sich die Knospen entfalten. Auf diese Weise ist für die Nahrung der Larven gut gesorgt. Sicherlich haben die meisten rhythmischen Lebensäußerungen einen Komplex von abiotischen und biotischen Umweltfaktoren als Zeitgeber, die aber nicht alle gleich wesentlich sein dürften, sondern jeweils wird der eine oder der andere wirksam, während die anderen mehr oder weniger latent bleiben.

Inwieweit solche Zeitgeber auf die lokomotorische Aktivitätsperiodik der Carabiden Einfluß haben bzw. mit endogenen Komponenten gekoppelt sind, wird im folgenden näher erörtert werden.

b) Licht — Dunkelheit

Der stete Tag-Nacht-Wechsel ist für die meisten Tiere mit einem konstanten Licht-Dunkel-Wechsel verbunden. Es ist daher nicht verwunderlich, wenn gerade dieser Umweltfaktor besonders bei Augentieren als Zeitgeber für deren Periodizität von Ruhe und Tätigkeit von Bedeutung erscheint. Die Beziehung vieler tagesperiodischer Vorgänge zu diesem exogenen Reiz ist bei vielen Tiergruppen von verschiedenen Forschern untersucht worden. So beginnen z. B. viele Vögel mit ihrem Frühgesang, wenn ein für jede Art charakteristischer Helligkeitsgrad erreicht ist, so daß der Singbeginn verschiedener Arten mit zeitlich gleichbleibender Folge eine sogenannte „Vogeluhr" erkennen läßt. Viele marine und limnische Planktonorganismen führen tagesperiodische Vertikalwanderungen durch. So sammeln sich

[3] Die Larven einiger anderer Filariaarten der Südseeinseln haben nicht solchen Rhythmus.

die Cladoceren und Copepoden der Binnengewässer mit Beginn der Dunkelheit in den oberen Wasserschichten an und verlassen diese wieder bei Tagesanbruch. Wichtig erscheint nun jedoch die Tatsache, daß die 24-Stunden-Rhythmik bei vielen Tiergruppen auch im Dauerdunkel erhalten bleibt. An der amerikanischen Schabe (Periplaneta americana) konnte z. B. B. HARKER

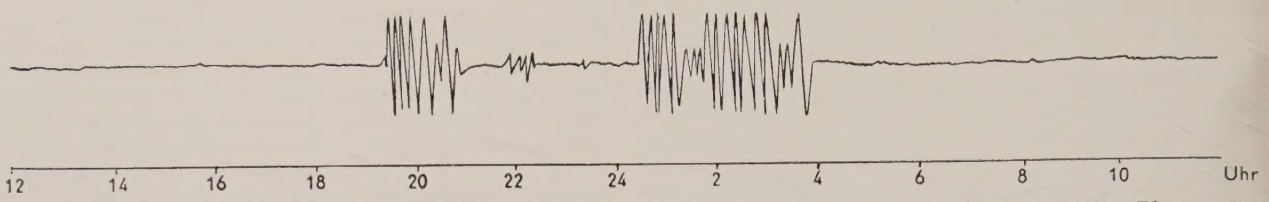

Abb. 3. Tageszeitliche Aktivitätskurve von C. nemoralis nach drei Tagen Dauerdunkel; geringe zeitliche Phasenverschiebung nach „vorn"

(1956) zeigen, daß deren Tagesperiodik im Dauerdunkel für mehrere Tage erhalten bleibt. Im Dauerlicht ist sie allerdings weniger charakteristisch. Analoge Resultate sind auch bei der Stabheuschrecke (Carausius morosus) und Mäusen (ASCHOFF, 1954) ermittelt worden. Über eigene Versuche mit Dauerdunkel bei Carabiden konnte ich folgendes feststellen. Die Tiere wurden einzeln in Aktographen gesetzt und mit diesen während der Aktivitätsphasen in einen völlig verdunkelten Raum gebracht. Temperatur und Feuchtigkeit wurden weitgehend konstant gehalten (kleinere Temperaturschwankungen blieben ohne Wirkung auf die Aktivität). Unter solchen Bedingungen wurden die einzelnen Tiere jeweils 5—6 Tage in den einzelnen Aktographen belassen, und ihr Verhalten während dieser Zeit wurde registriert. An jedem zweiten Tag wurden die Tiere gefüttert. Dabei zeigte sich in allen Fällen, daß die charakteristische Periodik — bis auf geringfügige Abweichungen — auch im Dauerdunkel erhalten bleibt (Abb. 3). Analoge Versuche in bezug auf die Wirkung von Dauerdunkel wurden mit blinden Tieren durchgeführt. In diesen Fällen wurden den Tieren die Augen mittels einer heißen Nadel zerstört oder mit einer dicken, schwarzen Lackschicht überdeckt, so daß das Sehvermögen bei Anwendung beider Methoden absolut ausgeschaltet war. Bei allen Versuchsanordnungen sind die Resultate die gleichen: sowohl unter normalen Lichtverhältnissen als auch im Dauerlicht unter sonst normalen Umweltbedingungen bleibt die 24-Stunden-Periodik erhalten, wie dies aus Abb. 4 hervorgeht. Man kann lediglich eine kleine Phasenverschiebung zeitlich nach „vorn" bemerken. Einige Tiere, deren Augen durch Ausbrennen zerstört worden waren, wurden über ein Jahr gepflegt und daraufhin im Aktographen auf ihre Aktivitätsperiodik untersucht. Selbst in diesen Fällen kann noch eine deutliche Periodizität festgestellt werden (Abb. 5), deren Aktivitätsphase gegenüber dem normalen Muster lediglich verschoben ist. Immerhin lassen auch diese Kurven noch zwei Aktivitätsmaxima erkennen. Auch bei Anwendung von Dauerlicht bleibt die Rhythmik zunächst normal, um nach längerer Einwirkung dann „verwischt" zu werden.

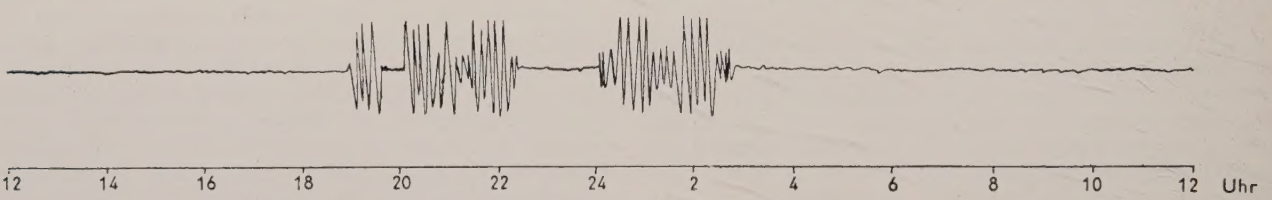

Abb. 4. Tageszeitliche Aktivitätskurve von C. nemoralis nach 6tägiger Augenzerstörung; Einsatz 18 Uhr

c) Die Temperatur

Noch mehr als das Licht spielt die Temperatur eine Rolle im Ablauf des Stoffwechsels und damit im aktiven Leben der Organismen. Sie bestimmt nicht nur weitgehend ihre räumliche (geographische) Verbreitung, die Biotope der Tiere, sondern ist bei zahlreichen Tieren auch ein bedeutsamer Faktor für ihr jahreszeitliches Erscheinen (Phänologie). Dies mag im wesentlichen durch die generelle physiologische Tatsache bedingt sein, nach der die biochemischen Vorgänge in den Organismen durch Temperaturerhöhungen in ihren Abläufen beschleunigt werden, was aber auch gleichbedeutend mit einer Erhöhung des Stoffwechsels ist (R.-G.-T.-Regel),

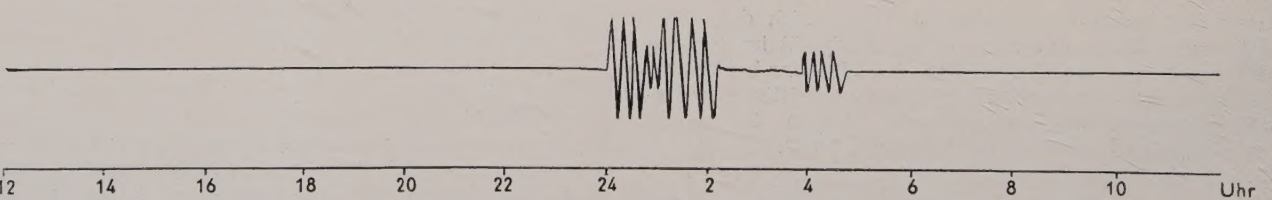

Abb. 5. Aktivitäts-Tageskurve eines C. nemoralis nach einjährigem Dauerdunkel. Kurvenaufnahme: 8.—9. Mai; Einsatz 18 Uhr; Temperatur und Luftfeuchtigkeit normal

der seinerseits eine gesteigerte Aktivität der Tiere zur Folge hat. Im Laufe der Stammesgeschichte ist es nur den Säugetieren und Vögeln gelungen, sich weitgehend von klimatischen Bedingungen zu emanzipieren, indem sie bei ungünstigen Witterungseinflüssen durch erhöhten Stoffwechsel (vom „Wärmezentrum" des Zwischenhirns aus gesteuert) ihre Körpertemperatur annähernd konstant halten (Homoiothermie). Indessen sind die wechselwarmen (poikilothermen) Tiere von der Außentemperatur ihrer Umgebung weit abhängiger. So ist es erklärlich, wenn solche Tiergruppen dann als terrestrische Bewohner gemäßigter oder kalter Zonen wäh-

rend ungünstiger Jahreszeiten eine Ruheperiode einlegen. Dies trifft auch für die weitaus meisten Insekten zu, deren Lebensdauer ein Jahr übersteigt. Ausnahmen machen z. B. der Birnknospenstecher (Anthonomus pomorum L.)[4], der seine Eier von Oktober bis März in Blüten und Blattknospen legt; weiter der Rapserdfloh (Psylloides chrysocephala Latr.)[5], der seine Eier noch bei 6 °C ablegt und dessen Larve sich während der Wintermonate, zeitweise nagend, in den Stengeln und Wurzeln der Wirtspflanze aufhält.

Unter den Carabiden sind mir keine winteraktiven Tiere bekannt. Wieweit die einzelnen Arten unter völlig natürlichen Bedingungen den Winter als Imagines überstehen, kann nicht genau gesagt werden. In der Gefangenschaft jedenfalls überstehen die verschiedenen Arten (nemoralis, hortensis, violaceus) zu 80% den Winter und kopulieren auch im darauffolgenden Frühjahr.

Während der Winterruhe wurde ein Teil der Tiere bei sonst normalem Licht-Dunkel-Wechsel und annähernd konstanter Luftfeuchtigkeit unter verschiedenen Wärmebedingungen gehalten. Dabei zeigte sich,

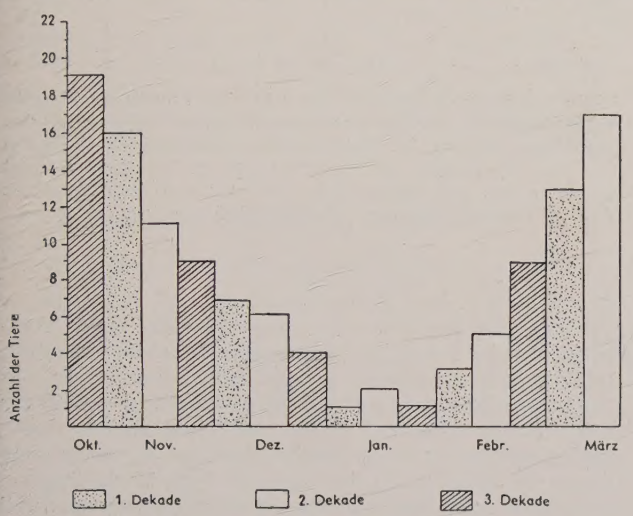

Abb. 6. Aktivitätsverhalten von Carabiden während der Winterdiapause unter anormalen Temperaturbedingungen (15—20 °C). Die Abbildung veranschaulicht die durchschnittliche Anzahl der aktiven Tiere während einer Dekade

daß während der Winterdiapause eine tägliche Durchschnittstemperatur von 5—10 °C keine wesentliche Wirkung auf das Verhalten der Tiere hat. Beträgt die Durchschnittstemperatur 15—20 °C, so sind Abweichungen vom Verhalten unter normalen Bedingungen insofern festzustellen, als vereinzelte Tiere zeitweise aus ihrem Versteck kommen, um Nahrung aufzunehmen, so daß die Aktivitätskurve vom normalen Muster abweicht (Abb. 6).

Die Rhythmik als solche aber bleibt erhalten. In bezug auf die Temperatur als Zeitgeber für die Jahresperiodik ist es bei den Carabiden insofern nicht uninteressant, als bei ihnen noch die bereits erwähnte Sommerdiapause eingeschaltet ist. Nach meinen Beobachtungen wird diese nicht durch klimatische Verhältnisse in nennenswerter Weise beeinflußt.

Inwieweit die Tagesperiodizität von Witterungseinflüssen (Temperatur und Feuchtigkeit) im Freien bestimmt wird, läßt sich schwer sagen, da mir ein tägliches Absuchen der Käfergräben nicht möglich war.

[4] gehört zur Familie der Rüsselkäfer (Curculionidae).

[5] gehört zur Familie der Blattkäfer, auch Rohr- oder Flohkäfer (Chrysomelidae) genannt.

Eine größere Anzahl von Tieren konnte ich im Institutsgarten erbeuten, ohne aber einen kausalen Zusammenhang zwischen der Anzahl der gefundenen Tiere und der Witterung festzustellen. Ganz allgemein betrachtet ist wohl die nächtliche Temperatur stets tiefer als die jeweilige Tagestemperatur und ein Ansteigen der relativen Feuchtigkeit während der Nacht die Regel. Trotzdem dürfte die Temperatur als Zeitgeber für die Tagesperiodik gegenüber dem Licht zweitrangig sein; denn eine Beziehung zwischen Temperatur und Beginn der Aktivitätsphase konnte ich nicht ermitteln (Tab. 1). Daß sich relativ tiefe Temperaturen aktivitätshemmend auswirken, braucht nicht erst betont zu werden; ebenso tun dies extrem hohe Wärmeverhältnisse. Beide Momente spielen aber bei dieser Betrachtung keine Rolle und können daher außer acht gelassen werden.

Tabelle 1

1956 Datum	Temperatur um 20^h in °C	Relative Luftfeuchtigkeit in %	Von 15 Tieren (C. nemoralis) befinden sich in Aktivität um 21^h	22^h	23^h
28. 5.	16	71	14	15	15
29. 5.	23	42	12	14	14
30. 5.	24	40	15	15	15
31. 5.	25	40	15	15	14
1. 6.	15	74	14	15	15
2. 6.	18	66	13	14	15
3. 6.	18	64	12	13	15
4. 6.	21	88	10	12	13
5. 6.	20	85	14	15	15
6. 6.	19	86	13	14	14
20. 6.	13	88	7	8	8
21. 6.	12	71	6	6	7
22. 6.	13	72	7	8	8
23. 6.	14	73	3	3	3
24. 6.	14	93	2	3	3
25. 6.	13	85	1	2	2

Sämtliche hier angeführten Tiere befanden sich im Freien unter weitestgehend natürlichen Bedingungen. Die in der Tabelle angegebenen Temperatur- und Feuchtigkeitswerte entsprechen den jeweiligen Tageswerten in Berlin.

d) Die Luftfeuchtigkeit

Neben der Temperatur ist wohl der Feuchtigkeitsgehalt der Luft der wichtigste abiotische Umweltfaktor für das biologische Gesamtgeschehen der Tiere und mit dem ersten insofern eng gekoppelt, als die Wasserverluste der Insekten, abgesehen von der Defäkation, durch die tägliche Transpirationsrate bedingt sind. Diese steht in Korrelation zum Sättigungsdefizit der Luft und auch insofern zur jeweiligen Temperatur. Über die Wirkung dieses physikalisch-chemischen Faktors auf die Aktivität der Tiere ist bislang wenig bekannt. Scymanski (1918) erwähnt ihre Bedeutung für die Aktivität der Schnecken. Bei meinen experimentellen Untersuchungen habe ich sie nicht als exakt gemessene Größe mit einbezogen, sondern nur versucht, durch gleichmäßiges Feuchthalten der Erdschicht in den Behältern die Wasserdampfspannung der unteren Luftschichten einigermaßen konstant zu halten[6].

[6] Der Wasserdampfdruck (auch Sättigungsdruck) ist als Größe abhängig von der Temperatur, die aber in dem Aufenthaltsraum der Tiere konstanter als im Freien war.

In der Natur bevorzugen die Carabiden feuchtere Biotope wie Laub- und Mischwälder mit viel Unterholz oder einer hydrophilen Bodenschicht, die das Wasser längere Zeit festhält; sie sind also hygrophile Tiere. Die tageszeitlichen Schwankungen (Tag- und Nachtwechsel) der relativen Luftfeuchtigkeit sind somit nicht so groß wie in Freilandschaften, so daß dieser exogene Faktor als Zeitgeber weniger bedeutsam sein sollte.

Manche Insekten (z. B. die Stechmücke Culex fatigans) reagieren allerdings mit Hilfe von Hygrorezeptoren — dies sind wahrscheinlich verschiedene Sensillenformen der Antennen — auf sehr geringe Feuchtigkeitsschwankungen.

Experimentell wurden einige Tiere während ihrer aktiven Periode in Behältern mit weitgehend herabgesetztem Feuchtigkeitsgehalt aufbewahrt und währenddessen hinsichtlich ihrer Tagesrhythmik untersucht. Die erhaltenen Befunde sind nicht eindeutig und lassen keinerlei Schlußfolgerungen zu. Wird die Wohnluft extrem trocken gehalten, z. B. indem man die Sand-Mull-Schicht ganz trocken hält, und läßt man die Tiere ohne Nahrung, so bleiben die Tiere unter solchen Verhältnissen nur wenige Tage am Leben. Dies zeigt, daß eine bestimmte Luftfeuchtigkeit für einen normalen biologischen Ablauf notwendig ist. Zu diesem Problem kommen noch biochemische und chemisch-physiologische Momente, deren Bedeutungen für das funktionelle Zusammenspiel der Organe und die biologischen Verhaltensweisen bei weitem noch nicht erforscht sind. So ist z. B. die Frage der Deckung des Wasserbedarfs der Tiere durch die Nahrungsaufnahme, durch Oxydation von Wasserstoff im intermediären Stoffwechsel und durch Diffusion von Wasserdampf der Atemluft innerhalb der Tracheen noch bei weitem nicht geklärt. Außerdem ist das Problem der Erhöhung des Transpirationsschutzes bei Verminderung der optimalen Luftfeuchtigkeit der Wohnluft noch nicht genügend untersucht[7].

Manche Tiergruppen umgehen bestimmte Jahrestrockenperioden, indem sie sich in tiefere und feuchtere Erdschichten begeben; andere verfallen in eine Trockenstarre (z. B. manche Schnecken). Es ist aber nicht anzunehmen, daß die Sommerdiapause der Laufkäfer einer solchen Trockenstarre nahekommt; denn es war nicht möglich, diese bei den Tieren in der Gefangenschaft durch maximalen Feuchtigkeitsgehalt zu unterbinden. Eine Übersicht über die mittlere Luftfeuchtigkeit der einzelnen Monate innerhalb eines Jahres gibt Tab. 2.

Die hier mitgeteilten Werte beziehen sich auf Berlin; sie entsprechen also nicht den absolut realen Bedingungen, da zweifellos die Feuchtigkeitsverhältnisse in der näheren und weiteren Umgebung von Berlin, den Biotopen der Tiere, andere sind. Andererseits dürften diese Differenzen geringfügig und daher unbedeutend sein.

Danach ist die relative Luftfeuchtigkeit im Mittel im Mai am geringsten und steigt im Juni bereits wieder an. Die Sommerruhe der Tiere beginnt aber erst Ende Juni, während sie im Mai noch in voller Aktivität sind. Die Feuchtigkeitsintervalle zwischen den einzelnen Monaten von März bis August sind relativ gering. Der größte „Feuchtigkeitssprung" liegt zwischen Februar und März. Ob die geringen Differenzen zwischen den Sommermonaten genügen, um als Zeitgeber der Sommerruhe reizwirksam zu werden, ist fraglich. Die Hygrorezeptoren der Coleopteren und ihre Reaktion auf Feuchtigkeitsunterschiede sind bislang nicht genügend erforscht, um hier Schlußfolgerungen zu ziehen. Außerdem sind die Feuchtigkeitsdifferenzen in den Biotopen der Carabiden geringer, als dies die oben angegebenen Werte veranschaulichen (s. S. 412).

Tabelle 2

	1955 in %	1956 in %	1957 in %	Mittelwert in %
Januar	84	81	86	83,6
Februar	84	80	86	83,3
März	78	70	73	73,6
April	72	78	70	73,3
Mai	67	67	66	66,6
Juni	74	77	63	71,3
Juli	75	69	75	74,6
August	78	77	80	78,3
September	84	77	85	82,0
Oktober	85	85	85	85,0
November	86	85	83	84,6
Dezember	87	86	87	86,6

Die relativen Feuchtigkeitswerte der einzelnen Monate stellen den Mittelwert der Summe aller Tageswerte des jeweiligen Monats dar. Letztere sind ihrerseits Mittelwerte aus den Messungen, die um 7, 14 und 21 Uhr durchgeführt worden sind. Die Messungen sind mit dem Aßmannschen Aspirationspsychrometer durchgeführt worden.

e) Biotische Faktoren

Als solche kommen Nahrungsaufnahme und Fortpflanzung in Betracht. Nahrungssuche und -aufnahme erfolgen normalerweise in den Nachtstunden. In der Gefangenschaft nehmen die Tiere während des Tages keine Nahrung zu sich, wenn die Tiere abends regelmäßig gefüttert werden, selbst dann nicht, wenn man ihnen die Nahrung in das Versteck legt. Nach längerer Fastenzeit wird die Nahrung sofort aufgenommen, und zwar zu jeder Tageszeit. Läßt man die Tiere einige Tage ohne Nahrung im Aktographen, so bleibt die Periodik trotzdem normal. Auch bei längerer einseitiger Fleischnahrung war kein wesentlicher Einfluß auf das normale Aktivitätsmuster festzustellen.

Die registrierten Verhaltensweisen von Tieren, die sich allein in Behältern befanden, unterscheiden sich nicht von jenen, die Pärchen zeigen. Ebenfalls läßt sich in dieser Hinsicht bei beiden Geschlechtern kein Unterschied beobachten. Meine anfänglichen Vermutungen, daß die Weibchen im Frühjahr früher aktiv werden, ließ sich nicht bestätigen. Kopulationen, die in beiden Aktivitätsphasen ausgeübt wurden, hatten an diesen Tagen sowie vorher und nachher keine sichtliche Wirkung auf die Periodik.

f) Die Wirkung von Pharmaca

Abschließend sollen noch kurz die Wirkungen verschiedener Pharmaca auf die Aktivität der Tiere erwähnt werden. Die Applikation dieser Stoffe erfolgte in einer — empirisch ermittelten — verträglichen Dosis, die mit Insekten-Ringer-Lösung verdünnt bzw. bei festen Substanzen in einer solchen aufgelöst wurde. Die Injektionen erfolgten so langsam in das Abdomen, daß nach Möglichkeit nichts durch Gegendruck der Körperflüssigkeit verloren ging. Bei Anwendung solcher Stoffe waren die Wirkungen nach anfänglich gleichem Injek-

[7] Die Wasserabgabe erfolgt bei Insekten größtenteils durch die Stigmen und weniger infolge Transpiration der Haut. Letztere hat in der Kutikula — hier vor allen Dingen in der Epikutikula mit deren Wachsschicht — einen guten Transpirationsschutz.

tionsreiz recht unterschiedlich, so daß sich folgendes Bild ergibt:

1. Bei Anwendung von Scopolamin läßt sich keine sichtliche Wirkung auf die Aktivität wahrnehmen.
2. Bei Injektion von Atropin in den Nachmittagsstunden wird die Aktivität in der darauffolgenden Nacht aufgehoben, um 24 Stunden später wieder normal zu werden.

Bei den Versuchen mit Pilocarpin liefen die Tiere Tageszeit eine sehr lang anhaltende, zum Teil krampfartige Reaktionsfolge der Gliedmaßen und der Mundwerkzeuge ausgelöst.

Bei den Versuchen mit Philocarpin liefen die Tiere ruhelos in ihrem Behälter umher, wobei die Mandibeln und Maxillen unaufhörlich gespreizt und zusammengeschlagen wurden. Hielt man solchen Tieren ein Stück Fleisch in unmittelbare Nähe des Mundes, so wurden die Mandibeln sofort kräftig hineingeschlagen, und es wurde mit aller Kraft festgehalten. Normale Freßbewegungen wurden nicht angestellt, obwohl reichlich Verdauungssekret ausgeschieden wurde (die Tiere haben eine extraintestinale Verdauung). Nach etwa einer halben Stunde war das Abdomen dieser Tiere so stark aufgetrieben, daß seine Ränder unter den Elytren hervortraten und dadurch sämtliche Stigmen sichtbar wurden. Die äußeren Geschlechtsorgane wurden herausgepreßt. Sektionen dieser Tiere ergaben, daß der Mitteldarm prall mit Gas gefüllt war.[8]

E. Die endogenen Faktoren der Periodik

a) Bau des Nervensystems der Carabiden

Über den Bau des Nervensystems der Carabiden liegen bisher keine ausführlichen Darstellungen vor. Brettschneider (1918) macht lediglich einige Angaben über das Gehirn des Lederlaufkäfers. In großen Zügen stimmen die anatomischen und histologischen Verhältnisse mit denen anderer Coleopteren — soweit solche Darstellungen vorliegen — überein.[9] Im Rahmen dieser Arbeit soll das Nervensystem der Carabiden anatomisch und histologisch nur soweit dargestellt werden, als es zum Verständnis der hier behandelten Probleme notwendig erscheint. Demzufolge wird das periphere Nervensystem nicht näher erörtert werden, während das Gehirn und Unterschlundganglion vor allen Dingen histologisch näher betrachtet werden müssen. Zuvor sollen in großen Zügen die wichtigsten Phasen der Entwicklung des Nervensystems und das Wesentliche über seine histologischen Bauelemente in diesem Zusammenhang erwähnt werden.

1. Entwicklung

Das Nervensystem im engeren Sinne besteht aus dem Gehirn und dem Bauchmark, die sich ontogenetisch aus dem medialen Teil des ektodermalen Keimstreifens entwickeln. An diesem Keimstreifen differenzieren sich unter der dermatogenen Zellschicht zahlreiche Zellen als Neuroblasten heraus, die bald infolge lebhafter inäqualer Teilung paarige, segmentale Gruppen, die embryonalen Ganglienknoten bilden. Diese sind, wie die paarigen Gliedmaßenknospen und Coelomsäckchen des Embryos, ein weiteres Kriterium der Segmentierung. Die Neuroblasten differenzieren sich zu Ganglienzellen, indem sie Ausläufer bilden, die als Neuriten zu den Erfolgsorganen führen oder die Quer- und Längsverbindungen zu den benachbarten Ganglien herstellen und so in Form von Kommissuren und Konnektiven die Summe aller Ganglienpaare zu einer anatomisch-funktionellen Einheit verbinden. Sie zeigen dadurch in ihrer ursprünglichen (primären) Ausbildung die Form eines typischen Strickleiternervensystems. Von den primär angelegten 20 Ganglienpaaren während der Embryogenese treten nur 9 Paar konstant auf: Die ersten Ganglienpaare vereinigen sich bald mehr oder weniger dorsal vom Schlund zu einer einheitlichen Masse, dem Oberschlundganglion oder Gehirn, während die folgenden 3 Paar ebenfalls einen einheitlichen Komplex ventral (hinten) vom Schlund bilden, das Unterschlundganglion (Suboesophagalganglion). Die weiteren 3 Paar bilden die Thorakalganglien. Die 11 Abdominalganglienpaare bleiben zum Teil auch beim Embryo latent und treten bei den Imagines niemals vollzählig auf. Das Unterschlundganglion bildet mit den thorakalen und abdominalen Ganglienpaaren das Bauchmark der Tiere. Gehirn und Bauchmark sind durch die Schlundkonnektive miteinander verbunden. Sie stellen das Zentralnervensystem dar, von dem aus eine größere Anzahl von Nerven den Körper durchziehen, die in ihrer Gesamtheit das periphere Nervensystem bilden.

2. Elemente des Nervengewebes

Als histologische Einheit besteht das Nervengewebe aus Neuronen und Stützzellen (Gliazellen). Die Neuronen sind die funktionellen Bauelemente und bestehen morphologisch aus einem Zellkörper (Ganglienzelle) und einem stielartigen Fortsatz (Zellstiel), der zu dem Erfolgsorgan führt und dann lang ist (Neurit); auch die Kommissuren und Konnektive werden von Neuriten gebildet. Kurze Abzweigungen vom Zellstiel (Dendriten) stellen Verbindungen der Neuronen untereinander innerhalb eines Ganglions her. Die Neuronen der Insekten haben fast ausschließlich nur einen Zellfortsatz und sind demzufolge unipolar. Entsprechend ihrer Funktion kann man sensible, motorische und assoziative Neurone unterscheiden. In den Ganglien sowie dem Gehirn sind die Ganglienzellen peripher angeordnet und bilden somit eine Ganglienzellschicht, während ihre Zellfortsätze im Innern das Neuropilem (Mark) darstellen. Die unipolaren Neurone der Insekten lassen sich morphologisch in zwei Gruppen einteilen (nach Hanström):

a) kleine, plasmaarme assoziative Neurone mit chromatinreichen Kernen, deren kurze Ausläufer sich noch innerhalb der Markschicht verzweigen und hier assoziatives Neuropilem von besonderer Struktur bilden, die sogenannten Glomeruli. Die Zellkörper dieser Globulineurone bilden, soweit sie in der Ganglienzellschicht zahlreich auftreten, ebenfalls besonders strukturiertes Gewebe, die Globuli.

b) große, plasmareiche motorische Neurone mit chromatinarmen Kernen und langen Nervenfortsätzen, die bei assoziativer Funktion im Neuropilem bleiben, andernfalls zu den Effektoren führen. Das Neuropilem mit Glomerulistruktur zeichnet sich durch eine besondere Dichte und gute Färbbarkeit aus.

Die Gliazellen bilden in ihrer Gesamtheit die Neuroglia. Von ihnen hat ein Teil epithelialen Charakter, während der andere Teil als eigentliche Stützzellen sich in der Ganglienzellschicht befindet. Das Gehirn, die Bauchmarkganglien und die Nervenstränge sind bei Carabiden von einer dünnen, bindegewebsartigen Hülle, dem Neurilem, umgeben, die sich färberisch meistens deutlich von dem Gehirn abhebt.

[8] Eine Analyse des Gases wurde nicht durchgeführt.

[9] Eingehend ist das Nervensystem der Coleopteren nur von Dytiscus marginalis L. durch Holste untersucht worden.

3. Das Gehirn der Carabiden

Das Gehirn (Cerebralganglion, Supraoesophagialganglion) der Carabiden läßt morphologisch noch deutlich die drei, erst im Zuge der stammesgeschichtlichen Entwicklung zu einer anatomisch-funktionellen Einheit zusammengeschlossenen, ursprünglichen Ganglienpaare erkennen: Protocerebrum, Deutocerebrum und Tritocerebrum (Abb. 7).

Das Protocerebrum nimmt den weitaus größten Teil des Gehirns ein und geht ontogenetisch aus dem Material des Kopflappens (Akron) und wahrscheinlich aus dem präantennalen Segment hervor. Es ist ein doppeltkegelförmiges Organ, dessen Enden stielartig jeweils in vorgeht. Dem Deutocerebrum ist ventral das Tritocerebrum angeschlossen. Es zeigt sich ebenfalls in Gestalt von ein Paar eiförmigen — allerdings wesentlich kleineren — Gebilden, die sich vom Deutocerebrum abheben. Ihre spitzen Enden gehen in die Frontalkonnektive über, die ihrerseits das Gehirn mit dem weiter vorn gelegenen Frontalganglion verbinden (Abb. 7). Das Tritocerebrum gehört zum Intercalarsegment.

Histologisch lassen sich am Gehirn — besonders am Protocerebrum — zahlreiche gewebliche Unterschiede feststellen. Der größte Teil der Masse des Gehirns wird vom Neuropilem eingenommen. Es liegt als Mark im Zentrum und wird peripher mehr oder weniger von

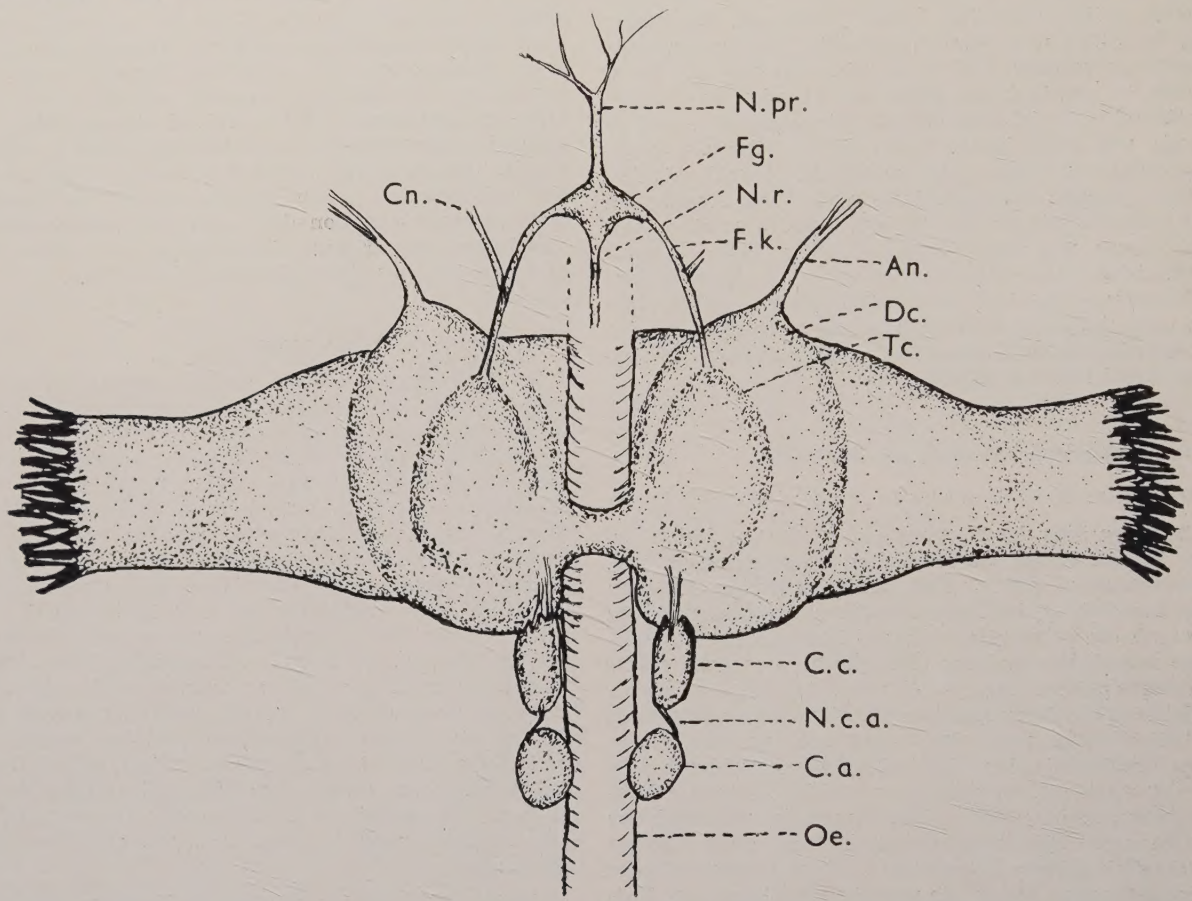

Abb. 7. Gehirn von ventral nach Entfernung des Unterschlundganglions.

An. = Antennennerv; C.a. = C. allatum; C.c. = C. cardiacum; Cn. = Clypeolabralnerv; Dc. = Deutocerebrum, Fg. = Frontalganglion; F.k. = Frontalkonnektive; N.c.a. = Nervus corporis allati; N.p.r. = Frontalnerv; N.r. = Nervus recurrens; Oe. = Oesophagus; Tc. = Tritocerebrum

die beiden Nervi optici auslaufen. Letztere verdicken sich wieder zu den pigmentierten Lobi optici. Dorsal erfährt es in der Mediane eine gleichmäßige Eindellung, die ein Gebiet umschließt, das als Pars intercerebralis bezeichnet wird. Zu dessen beiden Seiten erheben sich ein Paar Frontallappen (Lobi frontales), die allerdings bei diesen Tieren nicht stark ausgeprägt sind. Betrachtet man das Gehirn nach Entfernung des Unterschlundganglions von ventral, so erkennt man bei starker Lupenvergrößerung zu beiden Seiten des Schlundes jeweils eine eiförmige Erhebung, deren spitze Enden oralwärts zu den Antennennerven auslaufen. Letztere spalten sich bald — noch vor Eintritt in die Antenne — in einen sensiblen und einen motorischen Ast. Diese eben beschriebenen Gebilde des Gehirns stellen das Deutocerebrum dar, das die Antennen innerviert und entwicklungsgeschichtlich aus dem Antennalsegment her-

Ganglienzellen umgeben. Am auffallendsten an färbetechnisch guten Transversalschnitten des Gehirns ist ein im Bereich des Protocerebrums liegender Zentralkörper (Abb. 8). Er ist bei Carabiden (und höchstwahrscheinlich bei den meisten Käfern) sehr umfangreich entwickelt, was sicherlich ein primitives Merkmal darstellt; denn bei vielen anderen Insektengehirnen (vor allen Dingen bei den sozialen Insekten wie Bienen, Wespen, Ameisen) ist er nicht so umfangreich ausgebildet. Seine Glomerulistruktur hebt sich nach Anfärbung deutlich von den anderen Teilen des Gehirns ab. Eine ähnliche histologische Beschaffenheit weist die sogenannte Brücke auf, die aber weiter kaudal zu finden ist (Abb. 9). Im Bereich der Lobi frontales bilden Anhäufungen von Ganglienzellen die bereits erwähnten Globuli. Ihre Fasern ziehen als konzentrische Stränge ventralwärts, um dann beiderseits säbelartig in Rich-

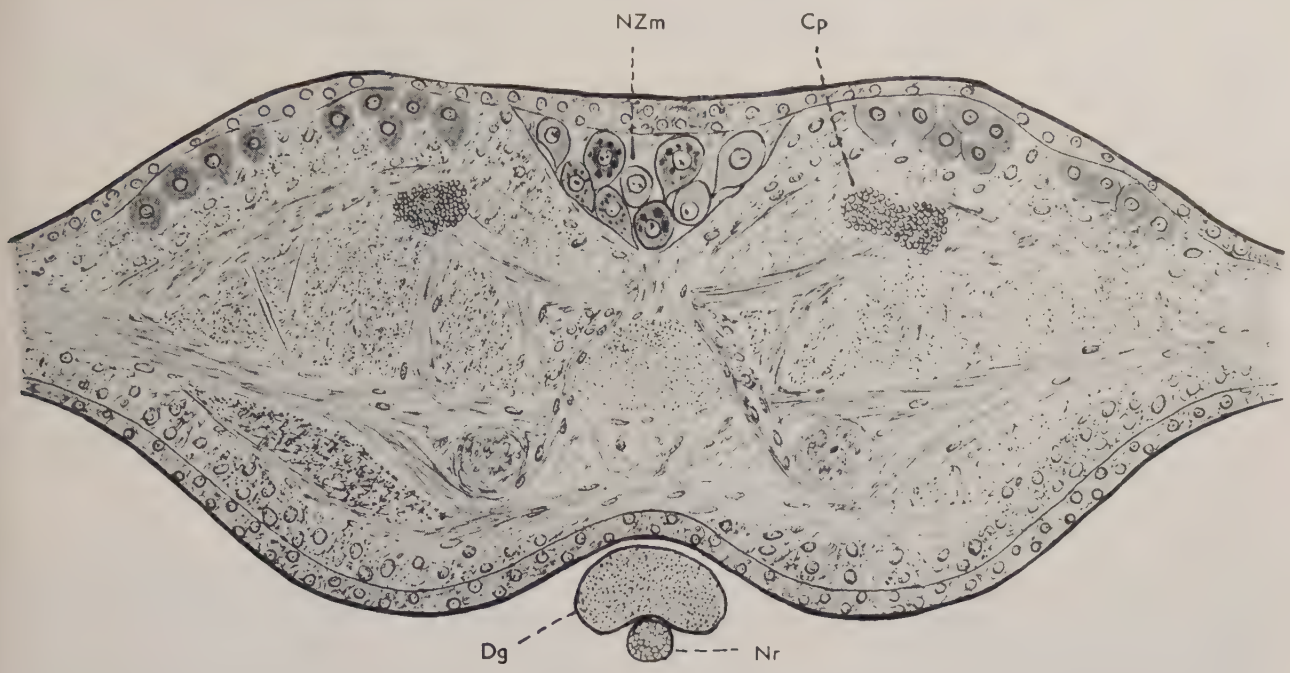

Abb. 8. Transversalschnitt durch das Gehirn von C. nemoralis. Cp = Pilzkörper; Dg = Dorsalgefäß; Nr = Nervus recurrens; NZm = Neurosekretorische Zellen (mediale). In der Mitte des Bildes der Zentralkörper

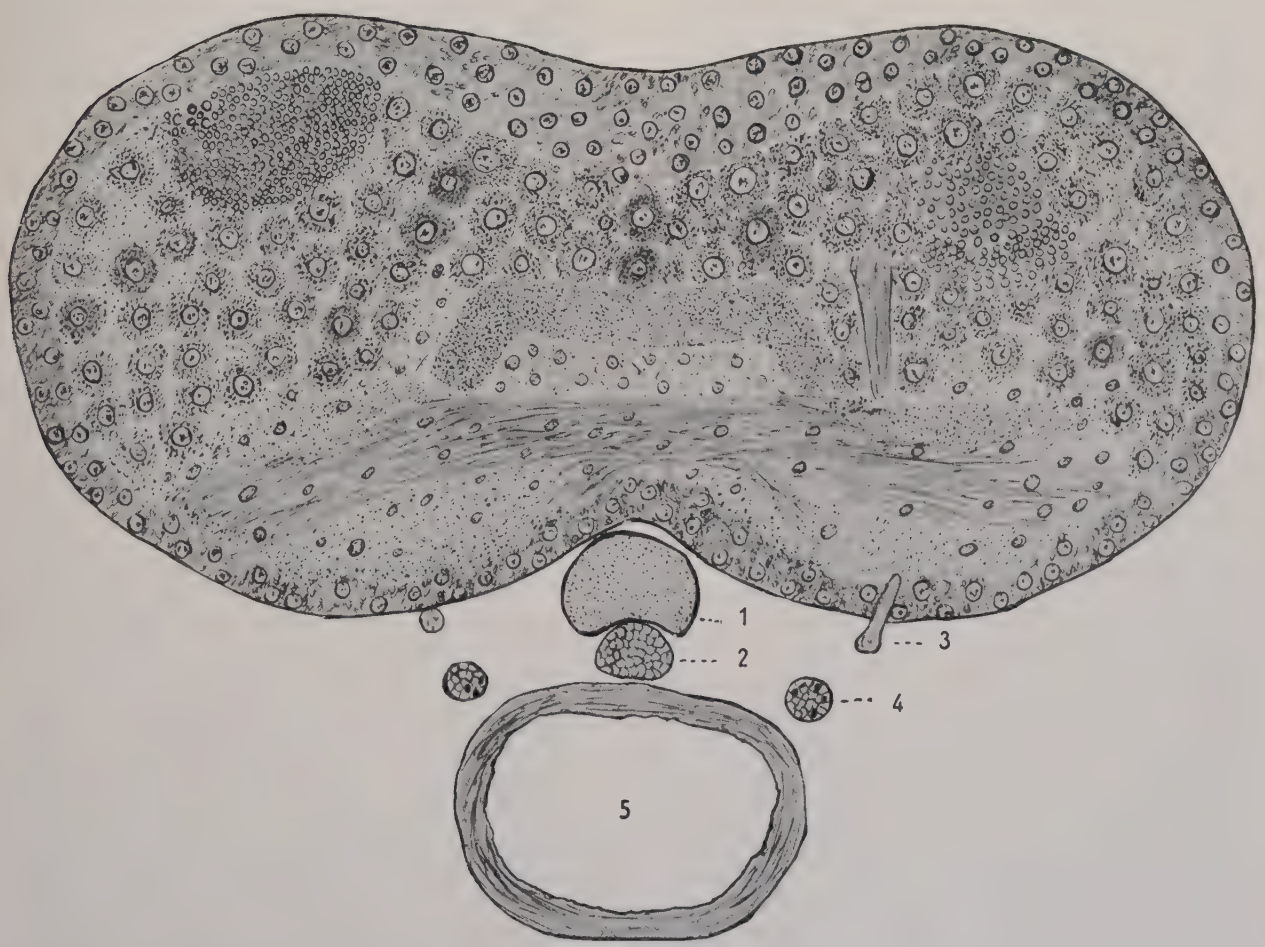

Abb. 9. Transversalschnitt durch das Gehirn von C. nemoralis, 1 = Dorsalgefäß; 2 = N. recurrens; 3 = N. corp. card. sup.; 4 = N. corp. card. inf.; 5 = Oesophagus. In der Mitte des Gehirns die „Brücke"

tung Zentralkörper zu ziehen; sie vereinigen sich hier aber nicht (Abb. 8). Ihre im Querschnitt waagerechten Enden werden als Balken bezeichnet. Ihrer Form nach ähneln diese eben beschriebenen Strukturen einem Pilzfruchtkörper mit Hut und Stiel, weshalb man sie auch als Pilzkörper (Corpora pedunculata) bezeichnet hat. Bei den Carabiden (bedeutsame Unterschiede bei den von mir untersuchten Arten in bezug auf diese histologischen Einzelheiten konnte ich nicht bemerken) werden sie von zwei Globulipaaren gebildet, wie dies auch bei anderen Insektengruppen (Hymenopteren, Periplaneta) der Fall ist. In diesen Pilzkörperchen vermutet man den Sitz höchster nervöser regulativer Funktion des Insektengehirns, die vor allen Dingen für das soziale Verhalten der Hautflügler verantwortlich sein soll. Für eine übergeordnete Funktion dieser Organomere sprechen die zahlreichen Fasern, die sie mit anderen Zentren verbinden. Den größten Teil des Neuropilems nehmen die beiden Protocerebrallobi ein. Die Lobi optici entsprechen in ihrem histologischen Aufbau den anderen Pterygoten mit der typischen Ausbildung zweier Chiasmen sowie der Lamina ganglionaris, deren Medulla externa und Medulla interna, und sollen daher nicht näher besprochen werden, da sie für die weitere Betrachtung der hier gefaßten Probleme ohne Bedeutung sind. Im Bereich des Deutocerebrums fallen die beiden rundlichen Antennal-glomeruli auf, die durch die Deutocerebralkommissur miteinander verbunden sind. Außerdem ziehen von diesen Zentren Faserstränge zum Zentralkörper und in die Bereiche der Lobi frontales. Das Tritocerebrum dient wohl lediglich als Ursprungsort der Frontalkonnektive und der Labralnerven. Zumindest konnte ich in seinem Bereich bei Carabiden keine besonderen histologischen Bauelemente erkennen.

Von den Ganglienzellen sind die Neurone der Pilzkörper typische Globulineurone, also kleine, plasmaarme Zellen. Motorische und assoziative Neurone treten in verschiedener Anzahl und an verschiedenen peripheren Stellen des Gehirns auf. Besonders interessant erscheint eine Zellgruppe im medialen Bereich des Pars intercerebralis. Dieser Zellkomplex ist durch eine Bindegewebslamelle in zwei Gruppen von je durchschnittlich 35 großen, plasmareichen Zellen geteilt. Das histologische Bild dieser Zellen wechselt periodisch im Lauf des Jahres, worauf noch zurückzukommen sein wird. Funktionell sind sie keine gewöhnlichen Neurone, sondern man kann bei ihnen mit Hilfe bestimmter Färbemethoden (Gomori-Färbung) nach entsprechender Fixierung (Zenker-Formol) intrazellulare Sekretgranula nachweisen. Diese intraplasmatischen homogenen Sekrete haben eine verschiedene Form und Größe; der Kern ist stets frei davon. Die Zellkerne lassen ein oder zwei Nucleoli erkennen. Die Axone dieser Zellen ziehen in Richtung Zentralkörper, umgehen diesen und verlassen weiter hinten von ventral das Gehirn. Näheres über die Funktion dieser Zellen, über die zur Zeit noch wenig gesicherte Befunde vorliegen, wird weiter unten gesagt werden.

Solche Zellen sind, seit ihrer Entdeckung durch Weyer (1935), in jüngster Zeit bei verschiedenen Insektengruppen, aber auch bei Lumbriciden und Crustaceen sowie Spinnen, an verschiedenen Stellen des Nervensystems von zahlreichen Autoren beschrieben worden und sollten zumindest zum allgemeinen Bauplan der Pterygoten gehören. Man hat diese Zellen daher ganz allgemein als neurosekretorische Zellen bezeichnet. Auf Grund des Vorkommens von Nissl-Substanz in diesen Zellen bei Wirbeltieren glaubt man, sie von echten Neuronen ableiten zu können und nicht als Drüsenzellen, die von Neuroblasten abstammen, betrachten zu müssen.

Eine sekretorische Tätigkeit zweier weiterer lateraler Zellgruppen, die bei einigen anderen Insektengruppen gefunden worden sind, konnte ich, abgesehen von zwei bis drei Ausnahmen, nicht beobachten; sie dürften daher nicht bedeutsam sein.

4. Das Bauchmark der Carabiden

Das Bauchmark setzt sich aus dem Unterschlundganglion, den drei Thorakalganglien und den sechs Abdominalganglien zusammen. Soweit die Anatomie und Histologie dieser Ganglien zur Diskussion der hier behandelten Fragen notwendig erscheinen, sollen sie besprochen werden.

α) Das Unterschlundganglion

Das Unterschlundganglion liegt ventral vom Ösophagus und wird ventro-lateral der ganzen Länge nach

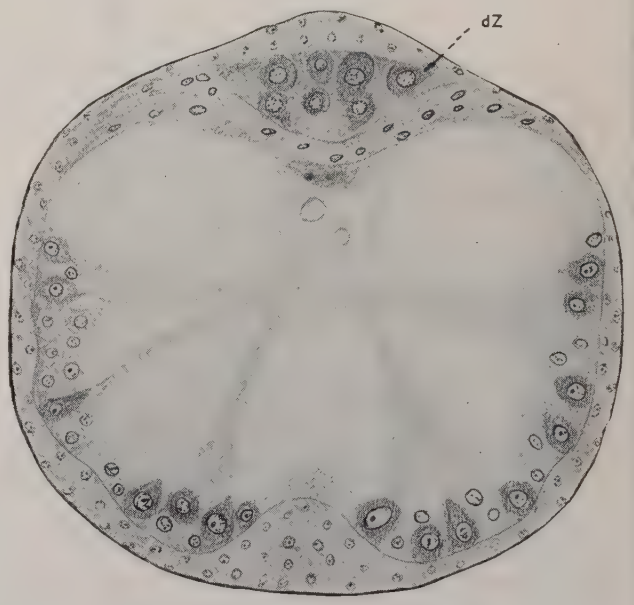

Abb. 10. Querschnitt durch das Unterschlundganglion von C. nemoralis.
dZ = Dorsale Zellgruppe auf dem Ganglion

von zwei breiten Tentoriumarmen schalenartig eingeschlossen. Beide Arme sind durch eine Brücke miteinander verbunden. Morphologisch läßt dieses Ganglion noch in geringem Maße die drei Segmentalorgane herkunftsgemäß erkennen. Dementsprechend versorgt es mit je einem Nervenpaar die Oberkiefer (Mandibeln), die Unterkiefer (Maxillen) und die unpaare Unterlippe (Labium) (Abb. 18). Von diesen drei Nervenpaaren verlassen zuerst die Labialnerven in der Höhe der Schlundkommissur gesondert das Unterschlundganglion. Unmittelbar nach Austritt dieses Nervenpaares aus dem Ganglionkomplex zweigt von ihm ein zweites Nervenpaar ab, dessen Durchmesser halb so groß ist wie der der Labialnerven. Es bleibt auch weiter oralwärts in deren unmittelbarer Nähe. Sein weiterer Verlauf wurde nicht verfolgt. Der bleibende Ganglionkomplex spaltet sich bald darauf in das Maxillarnervenpaar (Nervi maxillares) und das Oberkieferpaar (Nervi mandibulares) auf. Beide Nervenpaare ziehen dann ohne Aufspaltung in die Unter- bzw. Oberkiefer. Von hinten erreichen das Unterschlundganglion außer den beiden Konnektiven noch zwei schwächere Nervenpaare, die als erster und zweiter Jugularnerv (Nervus jugularis primus et secundus) bezeichnet werden. Mit dem Gehirn ist das Unterschlundganglion durch die

Unterschlundkommissur anatomisch und funktionell verbunden.

Der innere Aufbau entspricht in großen Zügen dem des Gehirns: die Hauptmasse nimmt das Grundneuropilem ein, das peripher von einer großen Anzahl Neuronen umgeben ist (Abb. 10). Ihrem Bau entsprechend sind es vorwiegend große motorische Neurone mit chromatinarmen Kernen, die hauptsächlich auf ein Paar laterale und ein Paar ventro-laterale Gruppen verteilt sind. Durch entsprechende Faserstränge sind sie untereinander verbunden.

Dorsal finden sich auf dem Unterschlundganglion zwei solide Zellgruppen, die in einer kleinen Eindellung liegen, aber von dem Neurilemm des Ganglions umschlossen werden (Abb. 10). Die erste Gruppe umfaßt etwa 12 bis 16 große Zellen mit einem Kerndurchmesser von 6 bis 10 µ. Ihrem Bau entsprechend sind es keine motorischen Neurone, da sie keine Axone erkennen lassen (Abb. 11). Offensichtlich steht diese Zell-

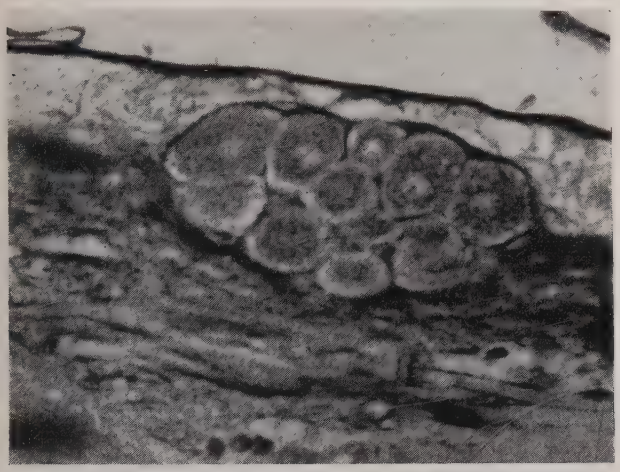

Abb. 11. Dorsale Zellgruppe des Unterschlundganglions von C. nemoralis.
Fixierung: Zenker-Formol; Färbung: Hämatoxylin-Phloxin
Vergrößerung: 1 : 900

gruppe mit dem Unterschlundganglion anatomisch nicht in unmittelbarer Verbindung und wird ihm wahrscheinlich sekundär im Verlauf der Embryogenese aufgelagert. Die Kerne sind chromatinarm. Auf diese Zellgruppe folgt weiter oral eine zweite, die etwa zwanzig Zellen von gleichem Bau und analoger Anordnung umfaßt. Diese Zellgruppen werden später näher erörtert.

β) Die Thorax- und Abdominalganglien

Entsprechend der drei Thorakalsegmente (Pro-, Meso- und Metathorax) lassen sich morphologisch drei Ganglienpaare im Thorax unterscheiden. Eine Präparation dieser Ganglien ist infolge der Spinae, Sternite und innerscelettalen Gebilde, wie den Apophysen, äußerst schwierig. Am umfangreichsten sind das Pro- und Mesothoraxganglion; alle drei Ganglien sind räumlich deutlich voneinander getrennt. Die von ihnen entspringenden Nervenpaare verzweigen sich bald. Das Meso- und Metathoraxganglion liegen vor bzw. hinter der Episternalapophyse des Mesothorax, von denen letzteres morphologisch durch seine längliche Gestalt von den beiden ersten Ganglien abweicht. Auch von ihnen entspringen mehrere Nervenpaare, worauf aber nicht näher eingegangen werden soll.

Die Masse dieser Ganglien wird größtenteils wiederum vom Neuropilem dargestellt, während Neurone — überwiegend motorische — lediglich an der Peripherie zu finden sind. Histologische Besonderheiten lassen sich auf Schnittpräparaten nicht feststellen.

Auf die Thoraxganglien folgen sechs Abdominalganglien. Die Entfernung zwischen den einzelnen Ganglienpaaren ist unterschiedlich. Den größten Abstand weist das letzte Paar zum vorletzten auf, das nicht nur am umfangreichsten ist, sondern auch mit seiner rundlichen Form von den übrigen abweicht, die mehr länglich-oval sind. Die Konnektive sind deutlich voneinander getrennt, während die Kommissuren infolge Verschmelzung der ursprünglichen Paare zu einem morphologisch einheitlichen Ganglion makroskopisch nicht sichtbar sind. Von jedem Ganglion entspringen zwei Nervenpaare, von denen ein schwächeres Paar am caudalen Ende inseriert, ein zweites weiter vorn. Eine Ausnahme macht das letzte Ganglion, das drei Nervenpaaren den Ursprung gibt, von denen eins bedeutend stärker als die beiden anderen ist. Konnektivnerven treten bei Carabiden nicht auf. Der weitere Verlauf dieser Nerven soll im Rahmen dieser Darstellung nicht erörtert werden. Das histologische Bild der Bauchganglien weicht

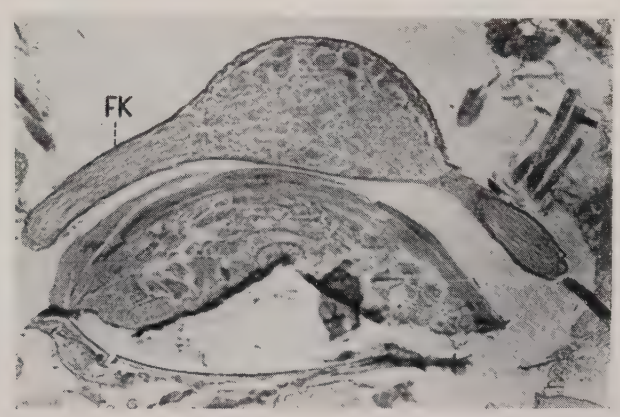

Abb. 12. Schnitt durch das Frontalganglion von C. nemoralis.
Fk = Frontalkonnektiv; Fixierung: Zenker-Formol; Färbung: Hämotoxylin-Phloxin

von dem der Thoraxganglien insofern ab, als sich die Neurone größtenteils von dorsal her keilförmig in das Neuropilem einschieben.

5. Das Visceralnervensystem (sympathische Nervensystem)

Ontogenetisch zeigt es keinen einheitlichen Ursprung: Während sich ein Teil aus dem Material der Bauchganglienkette herausbildet, entwickelt sich ein anderer Teil (das stomatogastrische System) aus dem Stomodäum. Im typischen Fall besteht es bei Insekten aus dem stomatogastrischen System, dem unpaaren Nerv und dem caudalen sympathischen System. Zu ersterem gehören das Frontalganglion (Ganglion frontale), ein Hypocerebralganglion (Ganglion hypocerebrale) und ein oder zwei (je nach der Insektengruppe) Ventricularganglien (Ganglion ventriculare).

Bei Carabiden liegt das Frontalganglion unter der Stirn auf dem Ösophagus; es stellt ein gleichseitiges Dreieck dar. Durch die beiden Frontalkonnektive steht es mit dem Tritocerebrum in Verbindung (S. 414). Dorsomedial entspringt der unpaare Frontalnerv, der sich bald verzweigt. Ventro-medial läuft das Ganglion etwas kegelförmig aus und geht in einen, oberhalb des Ösophagus nach rückwärts verlaufenden, unpaaren Nerven über, den Nervus recurrens (Abb. 7). Von den Frontalkonnektiven zweigt jeweils ein Clypeolabralnerv ab.

Ein bei vielen Insekten vorhandenes Hypocerebralganglion, das, wie der Name andeutet, in Verlängerung des Nervus recurrens unter dem Gehirn liegt, fehlt den Carabiden; es ist auch nicht andeutungsweise vorhanden. Im Thorax spaltet sich der Nervus recurrens in zwei kleinere Nerven auf, die im Abdomen nicht in Ganglien enden.

Histologisch läßt das Frontalganglion zahlreiche unipolare Ganglienzellen erkennen, die peripher angeordnet sind. Eine eindeutige neurosekretorische Tätigkeit einzelner Zellen konnte ich nicht ermitteln (Abb. 12).

Ein unpaarer Nerv, der, wo er vorhanden ist, sich eng an die Bauchganglienkette anschließt, fehlt ebenfalls den Carabiden. Demzufolge ist auch kein caudales sympathisches System vorhanden. Die Innervierung der Geschlechtsorgane erfolgt durch das letzte Abdominalganglion.

b) Die innersekretorischen Organe der Carabiden

Schon weiter oben wurden verschiedene Zellkomplexe innerhalb des Zentralnervensystems erwähnt, die teilweise eine innersekretorische Tätigkeit erkennen lassen. Außer jenen Neurosekretionszellen kennt man bei Insekten schon seit längerer Zeit verschiedene Drüsen mit einer inneren Sekretion. Bevor ihre Bedeutung bzw. ihre Funktion für die Aktivität der in Frage stehenden Tiere näher erörtert wird, soll zunächst der Bau dieser Organe etwas ausführlicher beschrieben werden. Da bei der Untersuchung der Funktion eines Organs oder seiner Organomere entwicklungsgeschichtliche und stammesgeschichtliche Momente von Bedeutung sein können, halte ich es für notwendig, hier in großen Zügen die Entwicklung dieser Organe im Zusammenhang mit ihrem Bau jeweils vorauszuschicken.

1. Die Corpora allata der Carabiden

α) Entwicklung und Bau

Die Corpora allata sind bei allen bisher untersuchten Pterygoten gefunden worden. Bei den Apterygoten fehlen sie nach allen bisher durchgeführten Untersuchungen. Zuerst wurden sie von Johannes Müller (1828) beschrieben, der sie bei Blatta orientalis L. entdeckte und als Pharyngealkörper bezeichnete. Nach seiner Ansicht sollten sie das Dorsalgefäß und das Stomadäum innervieren. Über ihre Entstehung während der Embryogenese herrschten anfangs recht unterschiedliche Meinungen. In letzter Zeit stimmen jedoch alle Autoren darin überein, daß sie sich aus paarigen ektodermalen Einstülpungen zwischen Mandibel- und Maxillarsegment entwickeln. Die auf diese Weise abgesonderten Zellhaufen bilden sehr bald in der postembryonalen Phase bläschenförmige Organe. Bei anderen Arten entstehen sie als solide Zellhaufen, in denen erst später zentrale Höhlungen entstehen. In den meisten Fällen obliterieren die Hohlräume, so daß sie bei den Imagines kompakte Gebilde darstellen. Bei Carausius morosus verbinden sie sich beim älteren Embryo mit den Coelomsäckchen (Pflugfelder, 1937), deren Wandungen stellenweise strukturell verschieden beschaffen sind und nach weiterer Differenzierung aus sich verschiedene Gewebe hervorgehen lassen. So bilden sich z. B. aus den lateralen Wandzellen Fettkörper, während die dorsalen Wandzellen Cardioblasten liefern. Letztere bilden später zwei Cardioblastenrinnen, aus deren Vereinigung das Dorsalgefäß entsteht. Auf diese Weise werden die Corpora allata passiv von ihrem Bildungsort in die Nähe der Aorta verlagert. Mit diesem stehen sie aber nur bei einigen Insektengruppen in engerer Verbindung (z. B. bei Carausius), während sie bei den meisten Arten mehr ventral, also in der Nähe des Schlundes, liegen. Über das Wachstum der Corpora allata während der postembryonalen Phase gibt es bislang in der Literatur nur wenig Angaben. Pflugfelder (1948) hat Volumenmessungen an verschiedenen Larven- und Puppenstadien der Honigbiene durchgeführt mit dem Ergebnis, daß das Volumen dieser Organe vom 1. bis zum 5. Larvenstadium in progressiver Weise zunimmt, bei Puppen verschiedenen Alters aber keine Unterschiede aufweist. Von der geschlüpften Imago bis zur Trachtbiene erfolgt dann noch einmal eine enorme (5fache) Volumenvergrößerung.

Eine gewisse Sonderstellung nehmen in dieser Hinsicht die Dipterenlarven ein. Bei ihnen bildet das unpaare Corpus allatum als dorso-medialer Teil mit anderen Organen (Pericardialdrüsen, Corpora cardiaca, Hypocerebralganglion) einen Drüsenkomplex, der als Weismannsche Ringdrüse bezeichnet wird. Ihre embryonale Entwicklung aus Ektodermeinstülpungen in der Nähe der vorhin genannten Mundgliedmaßensegmente brachte Heymons (1899) zu der Ansicht, daß sie rudimentäre Maxillendrüsen seien. Auch Hanström (1940) sieht in den Antennen- und Maxillendrüsen der Crustaceen, den Kopfnephridien der Apterygoten und den Corpora allata der pterygoten Insekten serialhomologe Organe.

Bei den einzelnen Insektengruppen sind diese Drüsen entweder paarig oder unpaar vorhanden. Auch ihre Lage wechselt innerhalb des Insektenstammes. Meistens finden sie sich im Kopf seitlich des Schlundes dicht hinter dem Gehirn; bei manchen Arten aber auch im Thorax (z. B. bei Rhagonycha melanura Fabr., Notonecta glauca L.).

Eine vergleichend histologische Betrachtung der verschiedenen Insektengruppen zeigt eine weitgehende

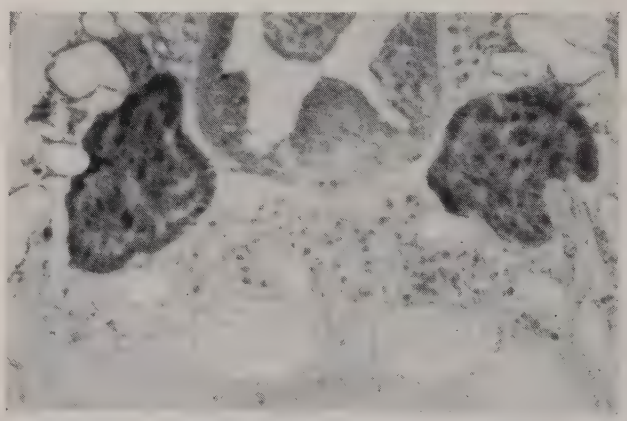

Abb. 13. Kopf (Querschnitt) von C. nemoralis.
Corp. allata zu beiden Seiten des Schlundes; darunter das Bauchmark

Übereinstimmung in ihrem Bau. Über die Corpora allata der Carabiden liegen bisher keine Untersuchungen vor.[10] Bei diesen Tieren finden sie sich als paarige Organe ventro-lateral zu beiden Seiten des Schlundes und dorsal vom Bauchmark im Kopf (Abb. 13). Äußerlich sind es ein Paar kuglige bis ellipsoide Körper, deren lange Achse im Mittel 200 µ und die kurzen Achsen im Mittel 130 µ betragen. In vivo sind sie auch bei Vergrößerung sehr schwer zu erkennen, da sich ihr

[10] In Naberts Darstellung (1913) werden als Beispiele für Koleopteren Rhagonycha melanura Fabr., Lampyrus splendidula L. und Tenebrio molitor L. angeführt.

Brechungsindex nur wenig von dem der Hämolymphe unterscheidet, sie also fast farblos wie diese erscheinen. Erst nach Einwirkung von Fixiermitteln treten sie deutlicher hervor. Man findet sie daher beim lebenden Tier allgemein sehr schwer. Von den medialen Tracheenpaaren des Kopfes, die sich zum Teil sehr eng an die Organe anlegen, treten noch sehr feine Tracheenäste direkt an sie heran. In keinem Fall konnte ich jedoch ihr Eindringen in das Corpus allatum feststellen.

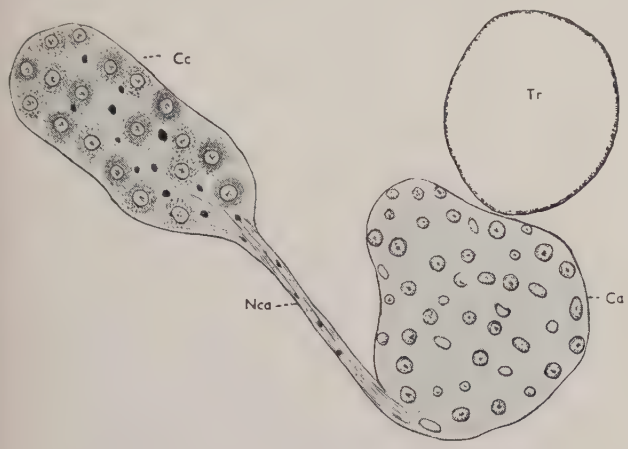

Abb. 14. Verbindung zwischen Corp. cardiacum und Corp. allatum.
Ca = Corp. allatum; Cc = Corp. cardiacum; Nca = N. corp. allati; Tr = Trachea

Von den beiden weiter oral liegenden Corpora cardiaca kommt jeweils ein kurzer Nerv, der auf einem lateralen Hilus an die Corpora allata herantritt (Abb. 14). Er wird als Nervus corporis allati bezeichnet und stellt die einzige nervöse Verbindung zum Zentralnervensystem her, wie später noch näher dargelegt wird. Seine Länge beträgt etwa 100 bis 120 µ. Bei der Präparation ist dieser Nerv bei stärkerer Lupenvergrößerung gut zu erkennen. Auf histologischen Präparaten bei transversaler Schnittfolge sind sie eigenartigerweise nicht immer zu finden, was wahrscheinlich in solchen Fällen auf einer ungünstigen Lage der Nerven zur Schnittrichtung beruht. Eine Hülle ist immer deutlich sichtbar. Ein Eindringen von einzelnen Nervenfasern in die Drüsen konnte ich nicht beobachten.

Tabelle 3

	Gewicht der Tiere in mg	violaceus-Weibchen: Größe der C. allata in Länge	Breite (Höhe) [11]
1.	880	210	125
2.	912	210	130
3.	854	190	120
4.	875	180	140
5.	895	200	110
im Mittel:	883	198	125

	Gewicht der Tiere in mg	nemoralis-Weibchen: Größe der C. allata in Länge	Breite (Höhe)
1.	780	200	120
2.	755	200	110
3.	685	190	145
4.	705	175	130
5.	745	210	150
im Mittel:	734	195	131

Die Gewichtsermittlungen und Fixierungen der Tiere erfolgten im Monat Juli.

[11] Diese Größen sind das arithmetische Mittel aus der gemessenen Breite und Höhe, deren Werte aber in den meisten Fällen identisch waren.

Bei den meisten von mir untersuchten Carabusarten sind in bezug auf die Topographie dieser Körperchen keine bemerkenswerten Unterschiede zu konstatieren. Lediglich bei Calosoma auropunctatum Hbst. liegen sie mehr in oraler Richtung, zum Teil unter den Corpora cardiaca. Die Größe der Organe steht in keinem absoluten, wohl aber in einem relativen Verhältnis zur Körpergröße der einzelnen Arten, so daß die Laufkäfer die umfangreichsten Organe aufweisen, so weit ich dies an Hand vereinzelter Tiere dieser Art, die mir zur Verfügung standen, ermitteln konnte. Andererseits haben geringere Unterschiede bezüglich der Körpergröße innerhalb derselben Art wie auch bei verschiedenen Arten keine Vergrößerung der Organe zur Folge, wie dies aus Tab. 3 hervorgeht.

Einen Sexualdimorphismus hinsichtlich dieser Gebilde konnte ich nicht bemerken, wie dies z. B. von Schrader (1938) über Ephestia Kühniella Zeller berichtet wird. Um so deutlicher konnte aber eine enorme Volumenzunahme bei alternden Tieren erkannt werden. So wurden als mittlere Durchmesser von jeweils drei Tieren während der Aktivität folgende Werte ermittelt:

	Länge	Breite (Höhe)
alte Tiere [12]	340	200
junge Tiere [13]	230	150

Wieweit bei diesen Tieren wieder eine Volumenabnahme in der Ruhepause stattfindet, konnte ich nicht untersuchen, da mir nicht genügend alte Tiere zur Verfügung standen.

Auf histologischen Schnittpräparaten fällt die starke Affinität der Corpora allata zu basischen Farbstoffen auf. Nach eingehender Untersuchung lassen sich folgende Einzelheiten feststellen. Nach außen werden sie von einer dünnen Hülle abgeschlossen, die eine Stärke von 1 µ aufweist. Bei violaceus ist sie etwas dicker und deutlicher abgesetzt als bei nemoralis. Von vielen Autoren wird ihr eine mesodermale Herkunft zugesprochen, wofür jedoch meines Erachtens noch exakte Beweise fehlen. In keinem Falle konnte ich an ihr Kerne sichtbar machen. Irgendwelche präformierten Stellen, die zum Austritt geformter Sekrete geeignet wären, konnten auch bei 1500facher Vergrößerung nicht erkannt werden.

Charakteristisch für diese Organe sind zudem die zahlreichen Kerne, die unregelmäßig im Plasma verstreut liegen (Abb. 15). Zellgrenzen sind nicht zu erkennen, so daß das ganze Organ einen syncytialen Charakter annimmt. Lediglich in ganz vereinzelten Fällen konnte ich an der Peripherie wenig scharfe Zellgrenzen wahrnehmen. Ob in diesen Fällen sehr junge Tiere vorlagen, kann nicht positiv beantwortet werden. Das Zytoplasma erscheint auf guten Präparaten in Farbe und Struktur sehr indifferent. Manche Schnitte lassen

[12] Diese Tiere waren alle älter als 1 Jahr.
[13] Während der Aktivitätsphase.

Plasmalücken erkennen, wobei aber nicht entschieden werden kann, ob es sich in solchen Fällen um primäre Spalträume oder um sekundäre Folgeerscheinungen der Fixier- und Schneidetechnik handelt. Bei Anwendung der Celloidin-Paraffin-Methode sind solche Spalträume seltener zu finden. Auf einigen Präparaten finden sich nach Anwendung der Chromalaun-Hämatoxylin-Phloxin-Färbung vereinzelte phloxinophile Plasmaeinschlüsse, die offensichtlich keine Artefakte darstellen.

Die Kerne sind auf histologischen Präparaten meistens bläschenförmig, teilweise aber auch ellipsoid, während andere mehr oder weniger deformiert sind.

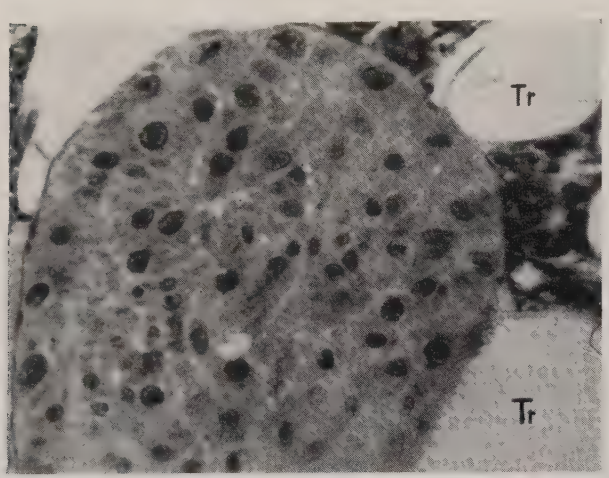

Abb. 15. Schnitt durch das Corp. allatum von C. nemoralis. Tr = Trachea; Fixierung: Zenker-Formol; Färbung: Hämatoxylin-Phloxin; Vergrößerung: 1 : 500

Vom umgebenden Plasma sind sie durch eine Kernmembran scharf begrenzt. Fast ausnahmslos haben sie ein oder zwei Kernkörperchen (Nucleoli) von unbestimmter Gestalt. Wo dies nicht zutrifft, dürfte es sich um funktionslose Kerne handeln. Das Chromatin ist auf Querschnitten perlschnurartig an die Kernmembran gelagert, so daß der Kerninhalt bis auf die Nucleoli optisch „leer" erscheint. Mitosen und Amitosen lassen sich nicht beobachten, obwohl manche Kerne in einem pyknotischen Zustand erscheinen. Der Kerndurchmesser schwankt zwischen 5 und 10 µ. Auffallend ist, daß die Kerne während der Aktivitätsphase durchschnittlich größer erscheinen als während der Ruhephasen. Diese Erscheinung wird weiter unter (S. 423) ausführlicher besprochen.

β) Funktion der Corpora allata

Die bisher durchgeführten Untersuchungen an den Corpora allata beziehen sich größtenteils auf ihre Bedeutung für die postembryonale Phase, während ihre Funktion bei den adulten Tieren weniger erforscht ist. Obwohl für diese Arbeit ausschließlich Imagines untersucht wurden, halte ich es dennoch für notwendig, auch die funktionelle Bedeutung dieser Organe während der progressiven Phase des Insektes hier nicht ganz außer acht zu lassen. Bekanntlich ist die Entwicklung der Insekten mit einem Larvenstadium verbunden, das eine Metamorphose einschließt. Das Larvenstadium als solches ist durch verschiedene Perioden charakterisiert, die jeweils durch eine wechselseitige intensive Nahrungsaufnahme und kurze Ruhepause gekennzeichnet sind. Die Ruhepausen sind stets mit einer Häutung verbunden. Bei Hemimetabolen ist die letzte eine Imaginalhäutung, bei den Holometabolen ist noch ein Puppenstadium eingeschaltet. So durchläuft z. B. die tropische Wanze Rhodnius prolixus fünf Larvenstadien, die durch Häutungen voneinander getrennt sind. In jedem Stadium wird nur einmal Nahrung aufgenommen. Mannigfaltige Versuchsanordnungen haben nun gezeigt, daß jede Larvenhäutung im Grunde eine latente Imaginalhäutung ist und auch unmittelbar zum Imago führen würde, wenn nicht im Blut ein Wirkstoff zirkuliere, der die Imaginalhäutung hinauszögert und den Eintritt der adulten Phase hemmt. An Hand zahlreicher Implantations- und Exstirpationsversuche sowie Dekapitierungen und Parabioseversuche bei Hemipteren, Orthopteren, Lepidopteren und Dipteren konnte von verschiedenen Forschern (Wigglesworth, Pflugfelder, Piepho, Pfeiffer) gezeigt werden, daß dieser Wirkstoff von den Corpora allata gebildet wird. Er wird daher als Juvenilhormon bezeichnet. Außer dieser Bedeutung für die Metamorphose haben sie offensichtlich auch bei Larven einen Einfluß auf die normale Gewebsbildung und das Regenerationsgeschehen.

Welche Rolle spielen nun diese Drüsen im Leben der Imagines? Wie bereits erwähnt, sind die diesbezüglichen Untersuchungen weniger gut fundiert und z. T. noch widerspruchsvoll, wenn auch nicht mehr so diametral entgegengesetzt, wie es im Anfangsstadium der Untersuchungen der Fall war. So hielt sie z. B. Johannes Müller — wie schon angeführt — für nervöse Organe. Nach Holmgren sollten sie eine exkretorische Funktion haben. Aber schon Nabert kommt ihrer Bedeutung wesentlich näher, wenn er schreibt: „Ich bin geneigt, sie auch hier[14] als Drüsen, und zwar wegen Mangels eines Ausführganges als solche mit innerer Sekretion anzusprechen, wozu mich ihr ganzes Habitusbild auf Schnitten ... bestimmt."[15]

Daß sie auch für den adulten Organismus nicht bedeutungslos sind, erhellt die Tatsache, daß ihre Zellkerne jahreszeitlich ein unterschiedliches Volumen aufweisen. Nach Kaiser (1949) sind die Drüsen bei winterruhenden Schmetterlingen (Vanessa urticae, V. io) inaktiv, während im Frühjahr aber Sekretion einsetzt, so daß sie für den Jahresrhythmus dieser Tiere verantwortlich sein könnten. Bei zahlreichen Insekten (Rhodnius, Leucophaea, Calliphora, Drosophila) spielen die Corpora allata nach Berichten einiger Autoren eine Rolle für die normale Entwicklung der weiblichen Geschlechtsprodukte (insbesondere bei der Dotterbildung der Eier), nicht aber für die männlichen. Bei Carausius erfolgt die Ausbildung von Eizellen allerdings ohne das Corpus-allatum-Hormon, so daß es zweifelhaft ist, ob diese Drüsen ein spezifisch wirkendes gonadotropes Hormon bilden, oder ob es sich in den genannten Fällen lediglich um die Wirkung eines Stoffwechselhormons handelt. Die Beziehungen speziell dieser Organe zur Aktivitätsperiodik der Carabiden wird weiter unten dargelegt werden.

2. Die Corpora cardiaca der Carabiden

α) Entwicklung und Bau

Zwischen den Corpora allata und dem Gehirn liegt bei den Carabiden ein weiteres Drüsenpaar zu beiden Seiten des Schlundes, jedoch mehr dorsal: die Corpora cardiaca (gelegentlich auch als Pharyngealganglien bezeichnet).

Ontogenetisch entwickeln sie sich bei Carausius aus den dorso-medialen Zellen des Stomodäums und stehen dabei in engem Zusammenhang mit dem Hypozerebral-

[14] gemeint ist Rhagonycha melanura Fabr.
[15] Ztschr. wiss. Zool., 104 (1913), S. 235

ganglion, das sich an gleicher Stelle bildet. Nach weiterer Differenzierung trennen sich beide, wobei die Corpora cardiaca mit der Wandung des Dorsalgefäßes in Verbindung treten. Bei den Neuropteren und bei Chironomus besteht keine Verbindung zur Aorta. Da diese Organe bei allen adulten Insekten weitgehend die gleiche Lage einnehmen, ist anzunehmen, daß auch ihre Entwicklung analog verläuft.

Bei den Carabiden sind es keine kompakten, sondern zum Teil sehr gelappte Organe mit einer durchschnittlichen Länge von 325 µ, einer Höhe von 220 µ und einer Breite von 50 µ. Die ventralen und dorsalen Seiten sind zugespitzt, wobei letztere in zwei einschichtigen Zelllagen auslaufen, die wie ein Aufhängeband am Dorsalgefäß befestigt sind (Abb. 16). Beim lebenden Tier erscheinen sie wie die Corpora allata fast farblos und sind daher ebenfalls wie diese schwer zu erkennen.

Der innere Aufbau dieser Organe ist bei weitem nicht so einheitlich wie bei den Corpora allata. Vielmehr werden sie von zahlreichen Bindegewebsfasern durchzogen, die sie in mehrere lappenartige Gewebsbereiche (Lobi) teilen (Abb. 17). Jeder Drüsenlappen besteht aus zahlreichen Zellen. Die einzelnen Zellgrenzen treten nicht immer deutlich hervor. Zellfortsätze (Axone) sind nicht zu erkennen, obgleich ein Teil der Zellen morphologisch jenen des Frontalganglions vergleichbar erscheint. Es ist möglich, daß dieser Zelltyp als Ganglienzelle seine nervöse Funktion verloren hat, ursprünglich aber in seiner Gesamtheit als Eingeweideganglion in diesem Sinne funktioniert hat. Da den Carabiden ein Hypozerebralganglion fehlt (S. 418), drängt sich die Annahme auf, daß beide Organe (Hypozerebralganglion und Corpora cardiaca) während der Ontogenese bei den Carabiden räumlich nicht voneinander getrennt werden und infolgedessen eine anatomische Einheit bilden. Für eine solche Annahme sprechen histologische und vergleichend-anatomische Befunde; denn außer diesem Zelltyp findet sich in diesen Organen noch eine andere Gruppe von Zellen, die osmiophile Eigenschaften haben und offensichtlich als Sekretionszellen funktionieren. Demzufolge haben diese Organe histologisch gesehen teils glandulären, teils ganglionären Charakter. Anatomisch ist zu bemerken, daß beide Drüsen mit dem Gehirn durch je ein Nervenpaar verbunden sind (Abb. 7 und 18). Der eine Nerv zieht, vom dorsalen Rand des Corpus cardiacum kommend, sogleich von hinten ins Zerebralganglion, wo er bald senkrecht nach oben verläuft. Sein Ursprung ist histologisch nicht eindeutig aufzufinden, doch höchstwahrscheinlich sind es die lateralen Zellgruppen der neurosekretorischen Zellen der Pars intercerebralis. Es wurde bereits erwähnt, daß diese Zellgruppen bei den Carabiden als Sekretbildner bedeutungslos sind. Damit steht im Einklang, daß dieser Nerv weder auf Quer- noch auf Horizontalschnitten Sekretgranula erkennen läßt und wesentlich dünner ist als der zweite. Seine Länge beträgt 120 µ. Ich möchte ihn wegen seiner Lage zum zweiten als Nervus corporis cardiacis superior bezeichnen. Der zweite Nerv verläuft nach Austritt aus der Drüse mit ersterem zunächst parallel, dann stark divergierend, wohl aber zu diesem mehr ventro-median; er soll als Nervus corporis cardiacis inferior benannt werden. Er tritt erst in Höhe der Schlundkommissur in das Gehirn und zieht weiter bis zu den medialen neurosekretorischen Zellen der Pars intercerebralis (Abb. 18). Seine Länge bis zum Eintritt in das Gehirn beträgt 230 µ. Zudem ist er wesentlich stärker und läßt auf Querschnitten vielfach feine Sekretgranula erkennen (Abb. 9). In dem Corpus cardiacum vereinigen sich beide Nerven, um sich im kaudalen Teil der Drüsen wieder zu trennen (Abb. 18). Einer dieser Nerven zieht dann als Nervus corporis

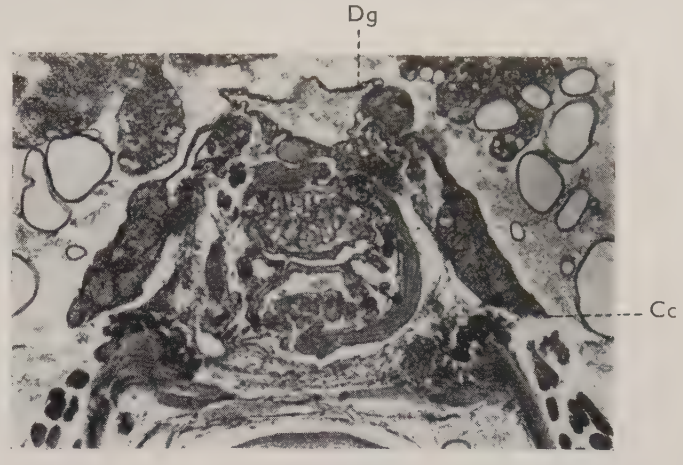

Abb. 16. Querschnitt (Kopf) von C. nemoralis.
Cc = Corp. cardiacum; Dg = Dorsalgefäß; Fixierung: Zenker-Formol; Färbung: Hämatoxylin-Phloxin

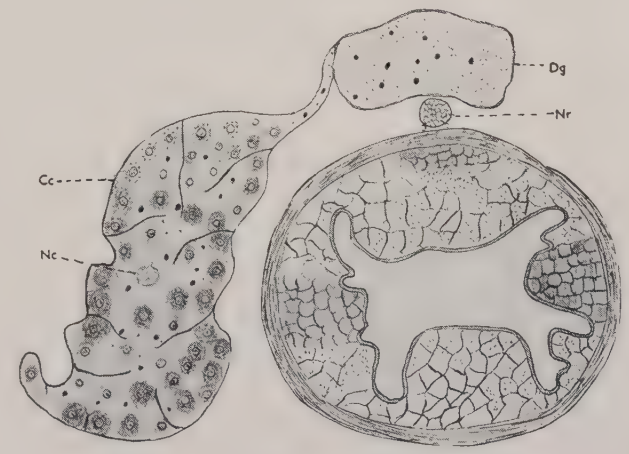

Abb. 17. Schnitt durch das linke Corp. cardiacum. In der Drüse und im Dorsalgefäß einige Sekrete.
Cc = Corp. cardiacum; Dg = Dorsalgefäß; Nc = N. corp. cardiacis; Nr = N. recurrens

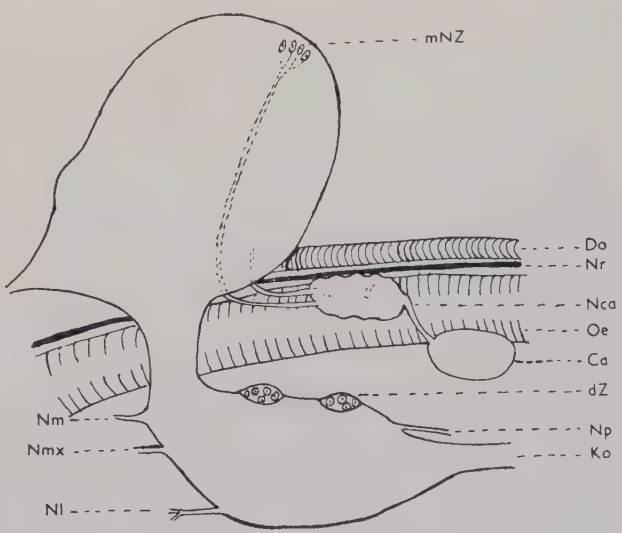

Abb. 18. Medianschnitt von Gehirn und Unterschlundganglion (Schema).
Ca = Corp. allatum; Do = Dorsalgefäß; dZ = dorsale Zellgruppe; Ko = Konnektiv; Nca = N. corp. all.; Nl = N. labialis; Nm = N. mandibularis; Nmx = N. maxillaris; Np = N. jugularis; Nr = N. recurrens; mNZ = mediale neuros. Z.; Oe = Oesophagus

allati zum Corpus allatum, während der andere im Organ selbst endet. An Hand von histologischen Schnittserien läßt sich nicht entscheiden, welcher der beiden cardiaca-Nerven zu dem Corpora allata führt. Vergleichend sei hier angeführt, daß bei der Küchenschabe (Periplaneta orientalis L.) das Corpus cardiacum mit dem Hypozerebralganglion durch einen kurzen Nerven in Verbindung steht (nach Unger, 1957), was ebenfalls für eine Verschmelzung beider Organe bei den Carabiden spricht. Eine Vereinigung von cardiaca-Nerven mit dem Nervus recurrens, wie dies bei der Schabe Leucophaea maderae sein soll (Lüscher und Engelmann, 1956), ist bei den Carabiden nicht festzustellen. Es darf aber gesagt werden, daß beide Drüsenpaare als retrozerebrales System gemeinsam vom Gehirn innerviert werden. Auf Grund der anatomischen und histologischen Befunde ist auch anzunehmen, daß das zweite Nervenpaar Sekrete der Neurosekretionszellen des Gehirns transportiert.

β) Die Funktionen der Corpora cardiaca

Über die Funktionen liegen bisher wenig gut gesicherte Angaben vor. Pflugfelder (1938) durchschnitt bei Dixippuslarven beide Nervenpaare und konnte als Ergebnis eine Farbveränderung der Versuchstiere beobachten. Alkoholextrakte dieser Organe von Periplaneta und Calliphora bewirken eine Kontraktion der Chromatophoren bei Crustaceen. Exstirpation dieser Drüsen bei Libellen hat keine negative Wirkung auf das weitere Wachstum der Versuchstiere, so daß sie anscheinend für das Häutungsgeschehen und die Metamorphose bedeutungslos sind (Pflugfelder, 1949). Extrakte dieser Organe in Ringer-Lösung sollen frequenzsteigernd auf das Herz von Periplaneta und Phyllodromia wirken; die wirksame Substanz ist nicht mit Adrenalin, Noradrenalin und Histamin identisch (Unger, 1956). Bei Carausius morosus hemmen solche Drüsenextrakte (desgleichen die der Corpora allata) die Kontraktilität der Ovidukte (Enders, 1956). Diese wenigen Beispiele zeigen, daß die Angaben über die Funktion dieser Organe doch recht unterschiedlich sind. Andererseits lassen die Sekrete, die in den Organen zu finden sind, an ihrer Bedeutung für das biologische Gesamtgeschehen dieser Organismen keinen Zweifel aufkommen.

In letzter Zeit mehren sich die Indizien, nach denen die Corpora cardiaca als Speicherorgane für die Sekrete der neurosekretorischen Zellen des Gehirns fungieren (Scharrer, 1952). Die Sekrete sollen dabei von dem Nerven der Drüsen — wahrscheinlich auf passivem Wege infolge eines distalen Plasmastromes — in das Speicherorgan transportiert werden, von wo aus sie bei Bedarf weitergeleitet werden.

Es fehlt seitdem auch nicht an Versuchen, die anatomisch und funktionell (?) bestehenden Beziehungen zwischen den Drüsennervenzellen der Pars intercerebralis und den Corpora cardiaca mit dem Hypothalamus-Hypophysen-System der Wirbeltiere zu vergleichen. Bei diesen bilden nach neueren Untersuchungen (Bargmann, 1953 und 1954) neurosekretorische Zellen des Zwischenhirns (in den Nuclei paraventriculares und Nuclei supraoptici) Sekrete, die über den Tractus-supraoptico-hypophyseus in die Neurohypophyse gelangen und dort gespeichert werden. Zweifellos hat ein solcher Vergleich etwas Verlockendes, jedoch kann es sich hier nur um eine Analogie handeln.

Auch in den Corpora cardiaca der Carabiden finden sich zum Teil beträchtliche Sekretmengen (Abb. 19). Die Beobachtung Scharrers, daß Sekrete der Neurosekretionszellen des Gehirns auf dem Nervenwege zu den Corpora cardiaca geleitet werden, machte ich auch bei meinen Untersuchungen, und zwar ist es jeweils der Nervus corporis cardiaci inferior, der sehr häufig auf Querschnitten kleine Sekretgranula erkennen läßt. Auf diesem Wege befinden sie sich stets zwischen den einzelnen Neuriten. Auf welche Weise der Transport erfolgt, ist zunächst nicht zu sagen. Ob die gefundenen Sekrete in diesen Organen ausschließlich von den neurosekretorischen Zellen des Gehirns oder zum Teil von den Drüsen selbst gebildet werden, ist eine weitere Frage. Der histologische Aufbau der Corpora cardiaca schließt eine solche Alternative nicht aus.

Die Sekrete, die als homogen-polymorphe Gebilde mit der Chromalaun-Hämatoxylin-Phloxin-Färbung, aber auch nach Osmium-Fixierung mit Karbolfuchsin sichtbar gemacht werden können, sind nach meinen Beobachtungen stets interzellulär gelagert, im Plasma der

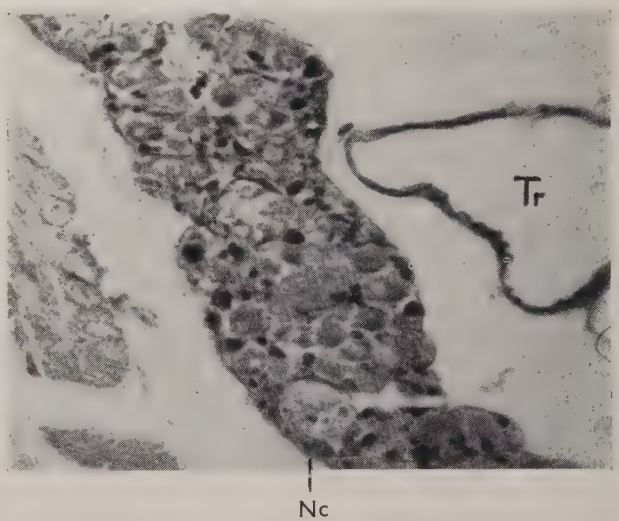

Abb. 19. Querschnitt durch das Corp. cardiacum mit zahlreichen Sekreten.

Nc = N. corp. cardiacis; Tr = Trachea; Fixierung: Zenker-Formol; Färbung: Hämatoxylin-Phloxin; Vergrößerung: 1 : 500

Zellen selbst dagegen, wie dies typisch für die neurosekretorischen Zellen ist, nicht zu finden. Demzufolge muß der Sekretionsmechanismus drüseneigener Zellen zumindest sich anders vollziehen als bei jenen des Gehirns.

Um den hier genannten Fragen näherzukommen, wurden einigen Tieren die neurosekretorischen Zellen des Gehirns[16] exstirpiert, und sie wurden in diesem Zustand drei Tage belassen (ein längeres Warten war schlecht möglich, da die Tiere nach der Operation keine Nahrung mehr zu sich nahmen). Anschließend wurden die Tiere seziert und die Drüsen histochemisch untersucht. Das Ergebnis war, daß die Sekretmenge gegenüber Kontrolltieren erheblich geringer oder gänzlich verschwunden war. Wurde den operierten Tieren drei Stunden vor der Sektion ein bestimmtes Quantum Pilokarpin injiziert, so war bei diesen Versuchstieren keine stärkere Anreicherung der Sekrete festzustellen. Wird dagegen normalen Tieren das Agenz verabreicht, so läßt sich eine deutliche Sekretzunahme in diesen Drüsen wahrnehmen. Es ist aber nicht festzustellen, wieweit diese Sekrete von der Drüse selbst gebildet werden oder von den Neurosekretionszellen als Reaktionsfolge der Reizwirkung herantransportiert werden. Wieweit zudem gewisse Funktionen der Corpora cardiaca, wie

[16] Damit ist stets die mediale Gruppe gemeint.

die Sekretion drüseneigener Zellen und die Ausschüttung der gespeicherten Sekrete, regulativ von den neurosekretorischen Zellen nervös oder hormonal gesteuert werden, läßt sich nicht entscheiden. Ich bin diesem Problem nicht eingehend nachgegangen, da — wie weiter unten gezeigt wird — die Drüsen als endogener Faktor bei der Aktivitätsperiodik dieser Tiere keine wesentliche Rolle spielen.

Die Beantwortung der Frage nach dem Bildungsort der Sekrete ist deshalb auch noch erschwert, da, wie bereits erwähnt, die operierten Tiere fortan ohne Nahrung leben und der Verlust der Körperflüssigkeit als Folge der Operation somit nicht mehr rückgängig gemacht werden kann. Solche Tiere gehen nach einigen Tagen dann auch infolge Wassermangels zugrunde. Allein diese Umstände lassen schon keine eindeutigen Ergebnisse zu.

Eine andere Frage ist der Verbleib der Sekrete. Da die Corpora cardiaca anatomisch mit zwei anderen Organen in Verbindung stehen, nämlich mit den Corpora allata einerseits und dem Dorsalgefäß andererseits, liegt es nahe, eine Überführung der Sekrete in das eine oder das andere Organ oder sogar in beide zunächst in Erwägung zu ziehen. In den Corpora allata konnte ich, abgesehen von teilweise auftretenden phloxinophilen Substanzen, zu keiner Jahres- und Tageszeit mikroskopisch sichtbare Sekrete nachweisen, die jenen der Corpora cardiaca in ihrem histochemischen Verhalten gleichzusetzen wären. Dies ist allerdings kein absoluter Beweis gegen ein solches Vorkommen in den Drüsen, da sicher färbetechnisch nicht nachweisbare Mengen zur Aktivierung des Organs vollauf genügen. Außerdem ist es durchaus möglich, daß die mit der angewendeten Färbemethode gefundenen Sekrete in den Corpora cardiaca auch lediglich als Trägersysteme für bestimmte Wirkstoffe dienen, die nachher allein in die Corpora allata gelangen und dort sich nunmehr histochemisch mit den angewendeten Methoden nicht mehr nachweisen lassen. Ferner ist nicht ausgeschlossen, daß ein Nachweis in den Corpora allata durch eine chemische Veränderung der Sekrete (z. B. Spaltung der Moleküle) ausbleibt.

Die anatomische Verbindung mit der Aorta läßt auf Grund ihrer histologischen Beschaffenheit den Abtransport von geformten Sekreten recht plausibel erscheinen. So lassen sich auch sehr häufig kleine Granula in unmittelbarer Nähe des Dorsalgefäßes, ja sogar in deren Wandung, auffinden. Interessanterweise konnte ich, allerdings nur einmal, in einem Präparat kleine Sekretkugeln im Lumen des Dorsalgefäßes direkt bemerken, die sich in Struktur und Farbe durchaus nicht von den Sekretmassen der Drüsen unterscheiden ließen (Abb. 17). Trotz meines Bemühens, die Blutflüssigkeit im Dorsalgefäß bei der Präparation bis zur Fixierung weitgehend zu erhalten, konnte ich in ihm keine Sekrete — bei mikroskopischer Vergrößerung — finden.

c) Die Beziehungen der inkretorischen Organe zur Aktivitätsperiodik der Carabiden

Im vorangegangenen Abschnitt wurden die Funktionen der Corpora allata und der Corpora cardiaca nach der Literatur und eigenen Ermittlungen in ihren wesentlichsten Zügen dargelegt. Die meisten Angaben anderer Autoren beziehen sich dabei auf die Bedeutung dieser Drüsenpaare für das Metamorphosegeschehen bei Larven. Untersuchungen an den Imagines deuten bestimmte funktionelle Beziehungen der Inkretorgane zu anderen Organen, vor allen Dingen der weiblichen Genitalien und der Eibildung, an. Mit dem Verhalten hinsichtlich der lokomotorischen Aktivität der jeweiligen Organismen wurden sie bisher kaum in einen engeren Zusammenhang gebracht. Lediglich Kaiser (1949) weist auf eine vermutliche Beziehung zwischen den Corpora allata einiger winterruhender Schmetterlinge und deren jahreszeitliche Aktivitätsrhythmik hin (S. 420). Im folgenden sollen nun die rhythmischen Veränderungen der innersekretorischen Organe (einschließlich der neurosekretorischen Zellen des Gehirns) und deren Beziehung zur Aktivitätsperiodik der Carabiden näher betrachtet werden.

1. Jahresperiodische Erscheinungen

α) der Corpora allata

Organe, bei denen Tätigkeits- und Ruhephasen miteinander abwechseln, lassen dies allgemein histologisch oder vielfach sogar morphologisch erkennen. Es war also zu erwarten, daß, sollte bei den Inkretdrüsen und den Drüsennervenzellen ein Tätigkeitsrhythmus bestehen, dies dann auch histologisch oder histochemisch nachweisbar sein müßte.

Um ein möglichst reales Bild über das jahreszeitliche Verhalten der in Frage stehenden Organe zu bekommen, wurden die fixier- und färbetechnischen Bedingungen weitestgehend eingehalten und innerhalb von zwei Jahren monatlich eine verschiedene Anzahl von Tieren fixiert und geschnitten. Anschließend wurden zunächst die mittleren Durchmesser der Corpora allata ermittelt. Das Ergebnis zeigt, daß das Volumen dieser Organe jahreszeitlich verschieden groß ist. Während die Drüsen im Frühjahr das relativ größte Volumen aufweisen, nimmt es in den Sommermonaten wieder merklich ab, wird im Herbst wieder zusehends größer, um während der Wintermonate das relativ kleinste Volumen anzunehmen. Diese Periodizität der Volumina der Corpora allata innerhalb eines Jahres läuft somit parallel mit der Aktivität der adulten Tiere (Abb. 20). Daß zwischen beiden Geschlechtern keine Unterschiede bestehen, wurde bereits erwähnt, was natürlich nicht ausschließt, daß sehr kleine Männchen kleinere Drüsen haben als normal große Weibchen.

Die Volumenmessungen wurden an Hand der Schnittdicke (5 µ) und der Anzahl der Schnitte sowie mit Hilfe eines Meßokulars durchgeführt. Die lange Achse der Organe wurde mit Hilfe der Anzahl der Schnitte festgestellt, während die Höhe und Breite, die meistens annähernd übereinstimmten, mit dem Meßokular ermittelt wurden.

Nach diesen Feststellungen wurden die Gebilde histologisch eingehend untersucht, um die Ursachen der Volumenzunahme zu klären. Dabei ergab sich, daß sie auf einer Vermehrung der Zellen nicht beruhen kann, da Mitosen zu keiner Jahreszeit zu beobachten sind. Damit ist aber auch eine Zunahme der Anzahl der Zellkerne ausgeschlossen. Es fällt aber auch sofort auf, daß die meisten Kerne bei den aktiven Tieren wesentlich größer sind als bei Tieren während einer Diapause. Im letzteren Fall sind sie außerdem in ihrer Größe weit gleichmäßiger.

Auf Grund dieser Beobachtung wurden Seriemessungen der Kerne vorgenommen. Hierzu wurden von jedem der untersuchten Tiere aus fünf Schnitten jeweils die zehn größten Kerne gemessen. Der daraus gefundene Mittelwert galt als der mittlere Kerndurchmesser des entsprechenden Tieres. Auch hierbei war kein Geschlechtsdimorphismus zu beobachten, so daß Tiere beiderlei Geschlechts zur Auswertung kommen konnten. Selbstverständlich wurden nur solche Präparate verwendet, bei denen einwandfreie Messungen

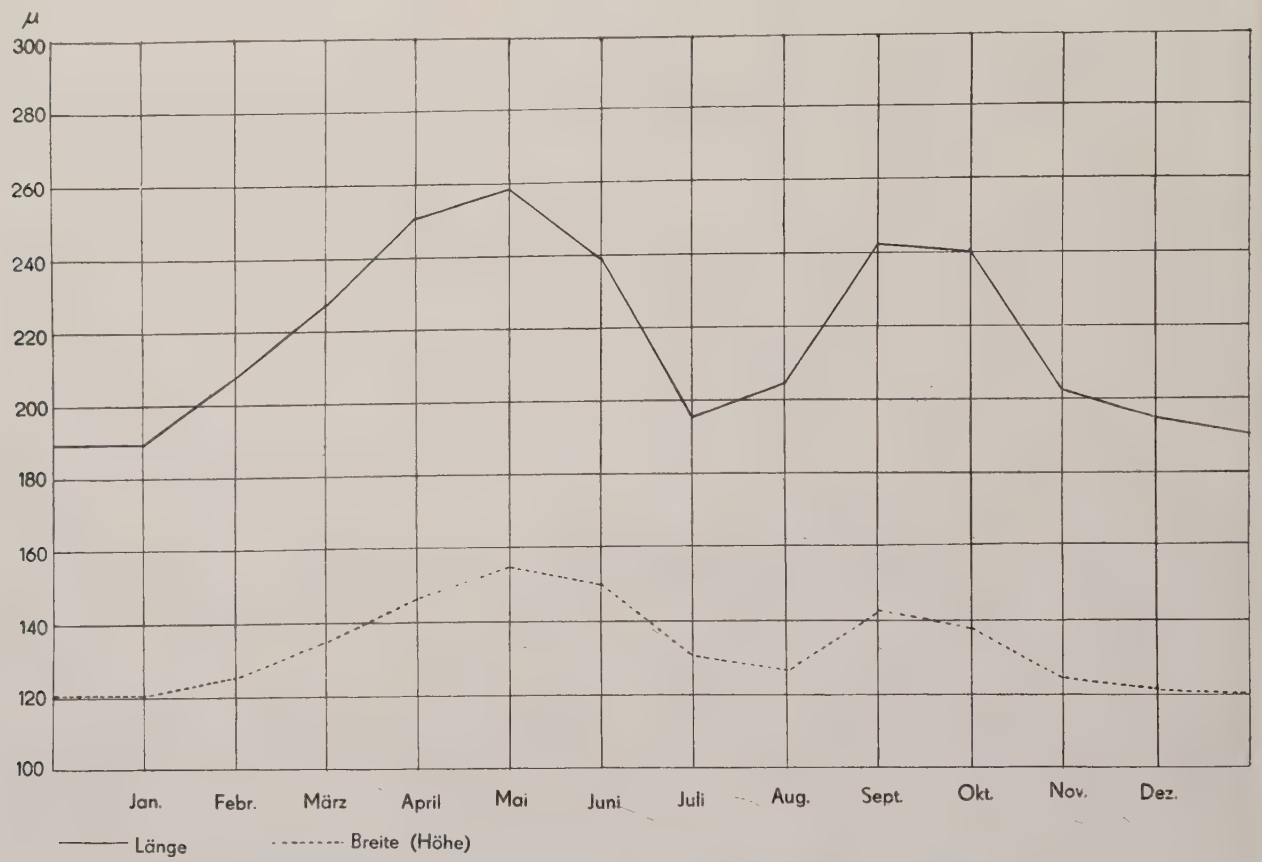

Abb. 20. Jahreszeitliche Volumenrhythmik der Corpora allata von C. nemoralis

möglich waren. Überraschend ist, daß die Mittelwerte der Kerndurchmesser bei verschiedenen Tieren innerhalb einer engeren Zeitspanne (z. B. eines Monats) weitgehend übereinstimmen. In der weiteren Auswertung wurden dann wiederum die auf diese Weise gefundenen Mittelwerte von 10 Tieren desselben Monats addiert und aus dieser Summe dann jeweils die mitgeteilten Werte der Kerndurchmesser ermittelt. Werden die gefundenen Werte der einzelnen Monate so in ein Koordinatensystem eingetragen, daß die Monate auf der Abszisse und die Durchmesser auf der Ordinate stehen, so erhält man nach Verbindung der einzelnen Punkte untereinander eine Kurve, die wesentlich genauer eine Parallele zur lokomotorischen Aktivitätsperiodik der Tiere bildet, als die Durchmesser der Corpora allata selbst (Abb. 21).

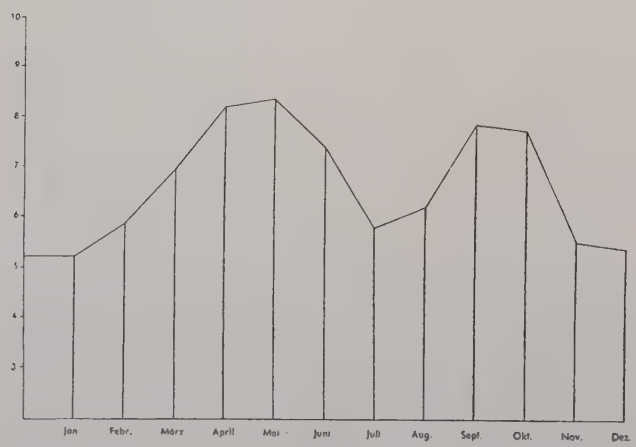

Abb. 21. Jahresperiodik der Zellkernvolumina der Corpora allata von C. nemoralis

Man wird ohne Bedenken von der bestehenden Volumenvergrößerung der Kerne und der damit im Zusammenhang stehenden Vergrößerung der Drüsen auf eine rhythmische Aktivität dieser Organe schließen können. Unterzieht man die Schnittpräparate von Tieren, die während der Ruhephasen einerseits und den Aktivitätsphasen andererseits fixiert wurden, einer vergleichenden histologischen Untersuchung, so fällt bei Objekten der Aktivitätsphase zunächst die unterschiedliche Kerngröße auf. Hier lassen sich auch zahlreiche Kerne beobachten, deren Volumen „leer" erscheint, so daß bei ihnen weder Nucleoli noch Chromatin zu finden sind. Vielfach sind sie deformiert. Offensichtlich handelt es sich in solchen Fällen um pyknotische Zellkerne, deren Funktion erloschen ist. Unterschiede hinsichtlich des Grundplasmas bestehen insofern, als es bei ruhenden Tieren kompakt ist, während es bei Tieren in der Aktivitätsphase aufgelockert erscheint. Der Tätigkeitsrhythmus der Kerne stellt also eine Parallele zur Aktivitätsperiodik der Tiere dar.

β) der Corpora cardiaca

In diesen Drüsen sind zu allen Jahreszeiten Sekrete zu finden. Bei einigen Tieren, die während der Diapausen fixiert wurden, lassen sich in diesen Organen keine oder nur geringfügige Sekrete nachweisen. Zudem ist an vereinzelten Präparaten eine Differenzierung der Drüse in zwei histologisch verschiedene Schichten festzustellen: eine „Rindenschicht", in der sich zahlreiche Zellen und befinden und die sich kaum von dem gewöhnlichen Bild der Drüsen unterscheidet, und weiter eine „Markschicht", in der keine Zellkerne zu finden sind (Abb. 22). Letztere erinnert in ihrem histologischen Aussehen an das Neuropilem der Ganglien. Solche Drüsen lassen keine oder unbedeutende Mengen an

Sekreten erkennen, so daß ihr Gesamtbild einem (vorübergehenden?) Ruhestadium gleicht, das aber auch als funktionsloses Endstadium (Altersstadium) gedeutet werden kann. Wohl wechselt die Sekretmenge bei den einzelnen Tieren, steht aber offensichtlich in keinem

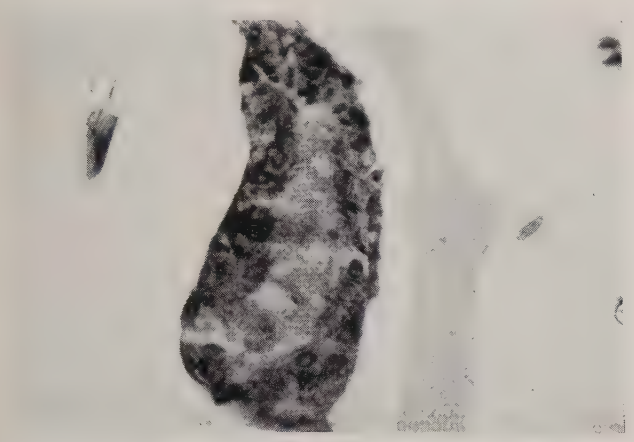

Abb. 22. Schnitt durch ein Corpus cardiacum mit „Rindenschicht" und „Markschicht". Fixierung: Zenker-Formol; Färbung: Hämatoxylin-Phloxin

integrierenden Zusammenhang zur Aktivitätsperiodik, so daß eine rhythmische Funktion dieser Organe nicht besteht und daher als endogene Komponente für die Aktivitätsperiodik zweifellos ohne Bedeutung ist.

γ) der neurosekretorischen Zellen des Gehirns

Diese Zellen wurden bereits (S. 416) topographisch und morphologisch kurz beschrieben. Bevor ihre Funktion bei den Carabiden näher betrachtet wird, soll mit wenigen Worten ihre Bedeutung für das larvale und imaginale Leben anderer Insekten erläutert werden, soweit hierüber Untersuchungen vorliegen. Bei Lepidopterenlarven soll das Sekret dieser Zellen die Prothoraxdrüsen aktivieren und auf diese Weise die Diapause der Puppen beenden. In gleichem Sinne soll nach Wigglesworth auch das Häutungsgeschehen bei Rhodnius beeinflußt werden. Nach Pflugfelder (1949) hat bei Carausius morosus eine Exstirpation der Zellen im dritten Larvenstadium keinen Einfluß auf eine normale Entwicklung der Tiere, solange die Nervi corporis cardiaci nicht verletzt werden. Auch bei Drosophila bildet nach Ansicht einiger Autoren (Vogt, Bodenstein) das Gehirn weder ein Häutungs- noch ein Metamorphosehormon. Nach E. Thomsen (1948) sind die neurosekretorischen Zellen der Pars intercerebralis bei Calliphora erythrocephala M. für den normalen Ablauf der Metamorphose nicht notwendig; offensichtlich aber für die Eidotterproduktion der Imagines, denn bei 22 überlebenden von 49 Weibchen, denen 5 bis 8 Stunden nach dem Schlüpfen die im Leben bläulich erscheinenden Zellen der Pars intercerebralis exstirpiert wurden, betrug nach 7 Tagen des operativen Eingriffs die Länge der Eikammer 0,13 bis 0,17 mm (Normallänge 1,48 mm). Die Eier waren ohne Dotter. Allerdings müßte bei solchen Experimenten geprüft werden, inwieweit sich ein derartiger Eingriff überhaupt schädigend auf das normale Funktionieren des Organismus auswirkt. Leider sind in diesem Falle keine Angaben über das grundsätzliche Verhalten der operierten Tiere (z. B. Nahrungsaufnahme) gemacht. Ein analoges Ergebnis wird mit der Entfernung der Corpora allata dieser Tiere erzielt, so daß (nach Thomsen) diese Drüsen möglicherweise durch die Neurosekretzellen des Gehirns zur Hormonproduktion angeregt werden.

Bei den Carabiden bieten die neurosekretorischen Zellen der Pars intercerebralis kein einheitliches histologisches Bild, sondern lassen zunächst morphologisch zwei Zelltypen unterscheiden: A-Zellen und B-Zellen. Die A-Zellen lassen bei Anwendung der Gomori-Färbung mehrere polymorphe, homogen erscheinende Granula erkennen, die vielfach wie die Zymogenkörner seriöser Drüsenzellen der Speicheldrüsen verstreut im graublau gefärbten Zytoplasma liegen (Abb. 23). Im Zellkern sind sie nicht zu finden. Die Zellmembran tritt nicht immer deutlich in Erscheinung. Der Kern ist scharf abgegrenzt und enthält kaum chromaffine Substanzen, so daß er als „leeres" Bläschen in Erscheinung tritt. Sein Durchmesser beträgt etwa 5,5 μ. Das morphologische Bild dieser A-Zellen macht gegenüber den B-Zellen einen „geschrumpften" Eindruck; sie sind demzufolge auch kleiner als die letzteren. Die B-Zellen erscheinen dagegen „ausgeruht" und funktionslos; sie haben ein gleichmäßig tingiertes Plasma ohne besondere Strukturen und Einschlüsse (Abb. 23). Ihr Kern ist größer und hat einen Durchmesser von 7 bis 8 μ. In den Kernen beider Zelltypen treten Nucleoli auf. Die Frage, ob es sich bei den A-Zellen um „aktive" und bei den B-Zellen um „ruhende" Zellen handelt oder umgekehrt, läßt sich zwar beantworten, die Entscheidung wird aber problematisch bleiben, solange die derzeitigen Kenntnisse bezüglich der makromolekularen Zytologie und der Funktionen des Kernes nicht wesentlich bereichert werden. Bekanntlich wird der Kern als stoffliches Medium synthetisierender Reaktionen in einer aktiven Zelle angesehen. Demzufolge betrachtet man z. B. relativ große Kerne eines funktionierenden Organs als „aktiv" gegenüber den kleineren. Wie aber schon hervorgehoben, sind die Kerne der B-Zellen größer als die der A-Zellen. Es läßt sich jedoch feststellen, daß mit der Zunahme der Sekretmenge im Plasma einer A-Zelle eine Volumenverminderung ihres Zellkerns einhergeht, so daß man auf eine Aktivität des Zellkerns und damit auch der sekretbeladenen Zelle schließen muß.

Auf den meisten Präparaten finden sich außer den typischen A-Zellen noch solche, die keine geformten

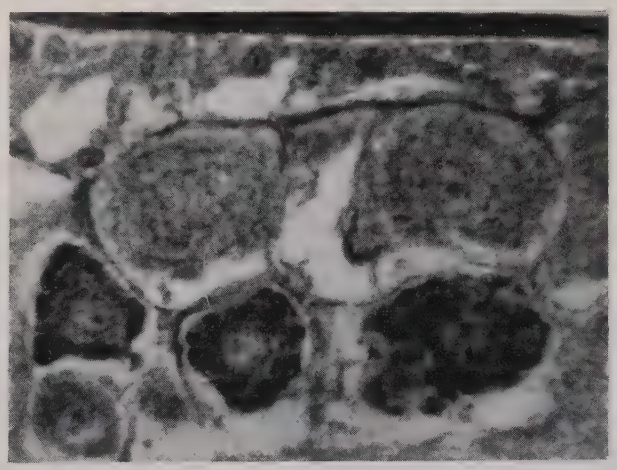

Abb. 23. Neurosekretorische Zellen der Pars intercerebralis. A-Zellen mit Sekreten; B-Zellen sekretfrei; Fixierung: Zenker-Formol; Färbung: Hämatoxylin-Phloxin; Vergrößerung: 1 : 1000

Sekrete erkennen lassen, sondern deren Zellplasma nur unterschiedlich stark angefärbt ist. Dabei ist auffallend, daß das periphere Plasma gar nicht oder deutlich schwächer gefärbt ist als das perinukleare. Die Anzahl und die Lage der A-Zellen innerhalb der gesamten Zellgruppe sind verschieden. Auf Grund solcher Erschei-

Abb. 24. Schematische Darstellung des Sekretionszyklus der neurosekretorischen Zellen.
a = typische B-Zelle; d = typische A-Zelle; b und c = Zwischenstufen; von a—d: Abnahme der Kernvolumina

nungen muß man annehmen, daß die Summe aller dieser Zellen periodisch einen Funktionszyklus durchläuft und die einzelnen Zelltypen gewissermaßen verschiedene Funktionszustände realisieren. Dafür sprechen auch die variierenden Kerngrößen beider Zelltypen. In welchem Zeitraum ein solcher Zyklus abläuft, läßt sich nicht bestimmen. Einen Übertritt von geformten Sekreten aus dem Kern in das Lumen der Zelle konnte ich nicht beobachten. Trotzdem dürfte die Bildung der Sekrete oder Teilprodukte dieser Sekretgranula vom Zellkern aus erfolgen, die dann auf chemisch-physikalischem Wege in molekularer Form oder als Teil solcher Moleküle durch die Kernmembran in das Zellplasma gelangen.

Der Übertritt von Substanzen in molekularer oder ionaler Form an Grenzmembranen spielt ganz allgemein bei vielen biochemischen Prozessen eine entscheidende Rolle, und es ist mit Sicherheit anzunehmen, daß gleichzeitig mit der Tätigkeit des Kernes auch eine strukturelle Veränderung seiner Membran einhergeht, die dann ihrerseits mit einer Permeabilitätssteigerung verbunden ist.

Im Zellplasma erfolgt dann, speziell in diesem Falle, gewissermaßen vorübergehend eine Stapelung (weitere Synthese?), wobei sich die anfänglich diffus verteilten Sekrete zu feinen Granulakeimen aggregieren, die sich dann ihrerseits allmählich zu größeren Gebilden zusammenschließen. Für den Vorgang einer solchen Bildung, Stapelung und Entleerung der Sekretmassen sprechen die verschiedenen Zwischenstufen des A- und B-Zellen-Typus, bei denen, wie bereits angeführt, das Plasma sich um den Kern am intensivsten anfärbt, um zentrifugal gleichmäßig im Farbton schwächer zu werden (Abb. 24). Offensichtlich werden diese Sekretgranula beim Verlassen der A-Zellen in kleinere Granula geteilt, da solche zumindest in den distalen Bereichen der abführenden Neurite zu finden sind.

Nachdem ich die unterschiedliche Anzahl von A-Zellen bei verschiedenen Präparaten bemerkt hatte, wurde ihre Anzahl an Hand von Kernzählungen auf allen Präparaten ermittelt. Zunächst überraschte es, daß bei winter- und sommerruhenden Tieren ihre Anzahl stets größer war als bei Tieren während der Aktivitätsphase. So lassen sich nach sorgfältigen Zählungen für Tiere während der beiden Ruhephasen im Durchschnitt 30 und für Tiere der Aktivitätsphasen durchschnittlich 15 A-Zellen ermitteln. Die angegebenen Zahlen schwanken bei den einzelnen Tieren nur unbeträchtlich. Daraus folgt aber: die Anzahl der A-Zellen ändert sich parallel zur Jahresperiodik der Tiere (Abb. 25). Meine Vermutung, die Anzahl der B-Zellen könnten nun nur noch eine Parallele zur Summe der A-Zellen bilden, so daß die Gesamtheit beider Zelltypen zu allen Jahreszeiten gewissermaßen konstant sei, bestätigte sich nicht. Vielmehr bleibt die Anzahl der B-Zellen weitgehend konstant, und die Summe beider Zelltypen ändert sich periodisch mit der Anzahl der A-Zellen (Abb. 25). Dies erscheint zunächst etwas problematisch, kann aber dahingehend erklärt werden, daß die bestehende Differenz

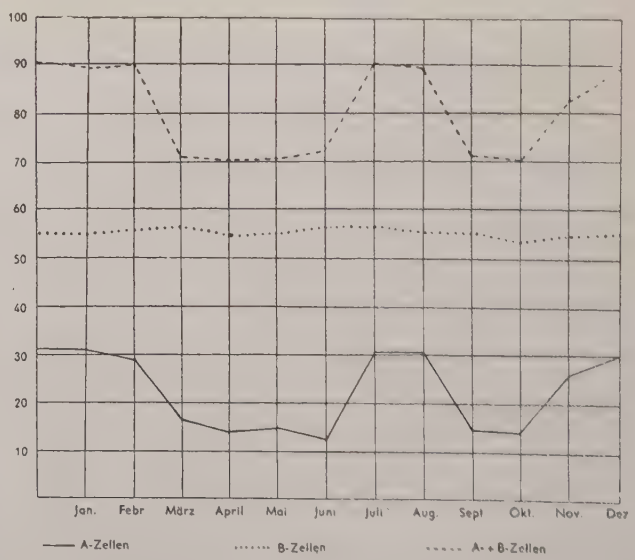

Abb. 25. Periodisches Auftreten der A-Zellen (ausgezogene Kurve) während des Jahres bei C. nemoralis

in der Gesamtanzahl der Zellen durch das Auftreten eines weiteren Zelltyps während der Aktivitätsperioden behoben wird. Diese Zellen (C-Zellen) habe ich nicht in die Auswertung mit einbezogen, da sie sich morphologisch von den Kernen des angrenzenden Bindegewebes wenig unterscheiden und daher die genaue Anzahl schwer ermittelt werden kann. Ihre Kerne sind wesentlich kleiner (3 bis 4 µ).

δ) des Unterschlundganglions

Über neurosekretorische Zellen des Unterschlundganglions und deren Funktion liegen derzeit nur einige mutmaßliche Beobachtungen vor. So berichtet Branden-

BURG (1956) bei Andrena vaga P. Z. von zwei dem Unterschlundganglion „kappenartig aufsitzenden Regionen von neurosekretorischen Zellen". Diese Darstellung entspricht topographisch den Verhältnissen bei Carabiden, soweit man die auf S. 417 beschriebenen Zellgruppen als Zellen mit Neurosekretion bezeichnen kann.

Bei meinen Untersuchungen konnte ich jahreszeitlich keine wesentlichen Unterschiede hinsichtlich der Anzahl dieser Zellen, ihrer Kerngröße und ihrer histologischen Beschaffenheit feststellen. Sie bieten auch in ihrer Gesamtheit kein unterschiedliches morphologisches Bild. Sekretgranula lassen sich zu keiner Jahreszeit nachweisen. Lediglich die Intensität der Plasmafärbung variiert etwas, steht aber in keinem Zusammenhang zur Jahresperiodik der Tiere.

2. Tagesperiodische Erscheinungen

Nachdem die oben dargelegten jahresperiodischen Beziehungen zwischen der lokomotorischen Aktivität der Tiere und den sekretorischen Vorgängen der Inkretdrüsen ermittelt worden waren, lag es nahe, einen etwa bestehenden Zusammenhang dieser Organe zur Tagesperiodik der Tiere aufzufinden. Zu diesem Zweck wurden — soweit noch nicht vorhanden — die Tiere zu den verschiedenen Zeiten der Aktivitätsperiode sowie vor und unmittelbar nach deren Beginn und Ende betäubt und fixiert. Da dies größtenteils in den späten Abendstunden oder nachts erfolgte, wurde in solchen Fällen nur das Chitin des narkotisierten Tieres dorsal und ventral am Kopf etwas aufgebrochen und die Mundteile abgeschnitten, so daß nach dem Dekapitieren die Fixierlösung genügend schnell vordringen konnte. Die Chitinkapsel als solche wurde dann erst nach Durchtränken mit Paraffin entfernt.

α) Die Corpora allata

Nach Herstellung von Schnittserien wurden die Corpora allata, die Corpora cardiaca, die Neurosekretionszellen des Gehirns und die beiden Dorsalgruppen des

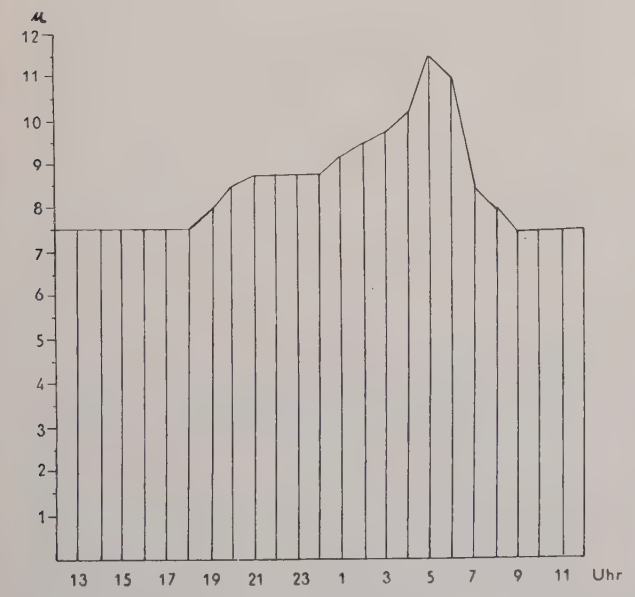

Abb. 26. Tagesperiodik der Zellkernvolumina der Corpora allata von C. nemoralis

Unterschlundganglions untersucht. Hierbei zeigte sich, daß die Kerne der Corpora allata bei Durchführung einer entsprechenden Kernmessung, wie es weiter vorn bereits angegeben worden ist, unterschiedliche Kernvolumina in der Aktivitäts- (Nacht-) und Ruhe- (Tag-) Phase aufweisen. Der Mittelwert der Kerndurchmesser bei aktiven Tieren ist merklich größer als bei ruhenden Tieren, wie dies aus Abb. 26 hervorgeht. Auf Grund dieser Kernmessungen besteht kein Zweifel, daß eine Kernvergrößerung mit dem Beginn der Aktivität zusammenfällt und dann ziemlich sprunghaft erfolgt. Die

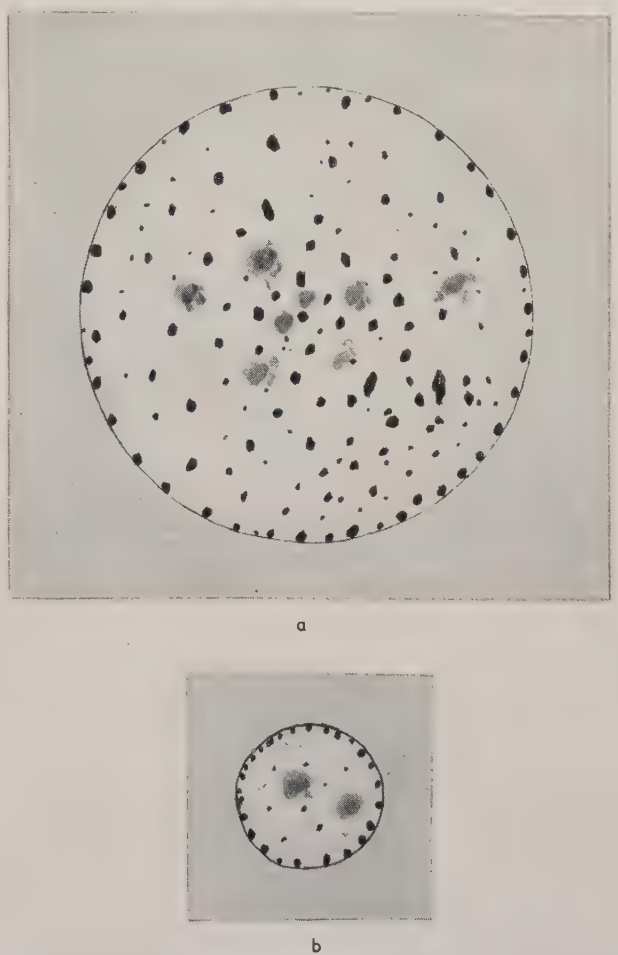

Abb. 27. Riesenkern aus einem aktiven Corpus allatum (a) im Vergleich zu einem normalen Kern eines Corpus allatum während der Diapause (b)

definitive Volumenvergrößerung erfolgt offensichtlich aber nicht gleichmäßig, sondern zeigt zu Beginn der zweiten Hälfte der Aktivitätsphase einen weiteren sprunghaften Anstieg, um mit ihrem Ende rapide das Normalvolumen wieder anzunehmen. Die beiden Phasen der sprunghaften Volumenzunahme fallen zeitlich weitgehend mit den beiden Aktivitätsmaxima der Tiere zusammen. Aus diesem rhythmischen Verhalten der Zellkerne geht somit eindeutig eine Beziehung zur tagesperiodischen Aktivität der Tiere hervor.

Zahlreiche Kerne vergrößern sich während der Aktivitätsphase zu Riesenkernen mit einem Durchmesser von 15 bis 18 μ (Abb. 27). Deutlich sind in diesen Kernen auch die sichtbaren Kernstrukturen vermehrt. Die Nucleoli dieser Kerne verschwinden dabei nicht, vielmehr erscheint ihre Substanz im Vergleich zu den Kernkörperchen bei Tieren der Ruhephase vermehrt. Außerdem befindet sich das Chromatin nur teilweise in Form von kleinen Körnchen peripher an der Kernmembran, während ein anderer Teil im Lumen des Kernes weitgehend verteilt ist. Diese Kernstrukturen entsprechen dem helleren Farbton (bei Phloxin-Färbung hellrot) der Nucleoli; dagegen erscheinen die an die

Kernmembran gelagerten in einem dunkelbraunen Farbton. Wahrscheinlich handelt es sich dabei um verschiedene Nukleoproteide bzw. Nukleinsäuren. Spezifische Nachweismethoden für Nukleinsäuren, um deren quantitativ unterschiedliches Auftreten während der verschiedenen Funktionsphasen der Kerne sicherzustellen, wurden nicht angewendet.

Bekanntlich sind beide Säuren — Ribose- und Desoxyribosenukleinsäure — in jeder lebenden Zelle zugegen, und zwar als Nukleoproteide. Sie haben an den Zellfunktionen entscheidenden Anteil. Während die Ribosenukleinsäure als Ribonukleotid im Zellplasma sowie im Nukleolus und im Kernsaft vorkommt, findet sich die Desoxyribosenukleinsäure in den Kernstrukturen (Chromatin); sie neigt zur Polymerisation unter Bildung kettenförmiger Strukturen. Durch saure Fixiermittel werden die Nukleoproteide zum Teil zu den entsprechenden Nukleinsäuren und Eiweiß hydrolysiert, wodurch der basische Charakter der Zellen zustande kommt, so daß an und für sich jeder basische Farbstoff zum Nachweis dieser Substanzen Verwendung finden kann. Beide Säuren werden dabei jedoch für gewöhnlich mit gleichem Farbton sichtbar, während z. B. bei Anwendung einer Methylgrün-Pyronin-Färbung die Ribosenukleinsäure rot und die Desoxyribosenukleinsäure grün tingiert wird.

Da die Corpora cardiaca keine ausgeprägte Jahresrhythmik erkennen lassen, war es von vornherein kaum zu erwarten, daß sie irgendeine tagesperiodische Erscheinung in morphologischer oder zytologischer Hinsicht erkennen lassen.

β) Die neurosekretorischen Zellen

Anders jedoch verhalten sich wiederum die Neurosekretionszellen der Pars intercerebralis. Es wurde bereits gezeigt, daß die Anzahl der A-Zellen in den Monaten der Ruhephase rund doppelt so groß ist, wie in den Monaten der Aktivitätsphase. Es muß hier hinzugefügt werden, daß im letzteren Fall die Tiere stets während der Tagesruhe dekapitiert und fixiert worden sind. Führt man jedoch histologische Untersuchungen an solchen Tieren durch, die sich zum Zeitpunkt der Fixierung in voller Aktivität befanden, so findet man sämtliche A-Zellen „entleert"; ihre Summe ist also gleich Null geworden, und entsprechend ist die Anzahl der B-Zellen erhöht. Es zeigt sich ferner, daß die Anzahl der A-Zellen bei allen Tieren während der Tagesruhe erstaunlich konstant ist, nämlich 15 ± 1 bis 2 Zellen, wie dies auch aus Tabelle 4 ersichtlich ist. Demnach erfolgt die Entleerung von Sekreten relativ schnell,

Tabelle 4

Uhrzeit	Anzahl der		Uhrzeit	Anzahl der	
	A-Zellen	B-Zellen		A-Zellen	B-Zellen
12^h	15	54	24^h	0	70
13^h	15	55	1^h	0	71
14^h	14	57	2^h	0	70
15^h	16	55	3^h	0	69
16^h	15	56	4^h	0	70
17^h	15	55	5^h	2	68
18^h	15	55	6^h	7	62
19^h	8	63	7^h	12	58
20^h	3	67	8^h	15	56
21^h	0	70	9^h	16	54
22^h	0	70	10^h	15	56
23^h	0	69	11^h	16	55

und auch die Bildung von A-Zellen muß wieder in kurzer Zeit erfolgen. Dabei durchlaufen die Zellen offensichtlich ein Übergangsstadium, in dem noch keine geformten Sekrete vorhanden sind, sondern nur das Plasma in verschiedenem Grade angefärbt ist. Die im Plasma diffus verteilten Sekrete müssen sich dann anschließend zu feinsten mikrosomatischen Gebilden „kondensieren", die sich ihrerseits zu größeren Granula zusammenschließen, so daß sich die Bildung einer „normalen" A-Zelle mehrere Stunden hinziehen kann. Da bei der Auszählung der A-Zellen außer denen mit geformten Sekreten nur solche gewertet wurden, deren Plasma relativ stark angefärbt war, spiegeln die Zahlen der Tabelle 4 nicht das reale Bild vom Sekretionszyklus dieser Zellen wider. Diese Befunde zeigen aber, daß auch die neurosekretorischen Zellen auffällig im Zusammenhang mit der 24-Stunden-Periodik der Tiere stehen.

γ) Das Unterschlundganglion

Für die beiden dorsalen Zellgruppen des Unterschlundganglions läßt sich mit den hier angewendeten Methoden keine Beziehung zur Jahresperiodik nachweisen, da keine wesentlichen histologischen und morphologischen Anzeichen dafür vorhanden sind. Auffällig ist jedoch, daß die Kerne dieser Zellgruppen bei solchen Tieren, die während ihrer vollen Aktivität (nachts) fixiert wurden, einen verschiedenen Durchmesser aufweisen, der sich im wesentlichen aber auf zwei Größen zurückführen läßt: ein Teil der Kerne hat einen Durchmesser von etwa 4 µ, während der andere Teil durchschnittlich 8 µ mißt. Auffällig ist außerdem, daß die Zellen mit den großen Kernen sehr plasmareich sind, die kleinen Kerne dagegen von einer relativ geringen Plasmamenge umgeben sind. Das ganze Erscheinungsbild dieser Zellen spiegelt demnach einen bestimmten Funktionszustand wider. Obwohl gelegentlich einige Zellen ein stärker tingiertes Plasma erkennen lassen, können jedoch keine signifikanten Anzeichen für eine Neurosekretion erbracht werden. Aus dem Verhalten der Kernvolumina läßt sich keine eindeutige Beziehung zum tagesperiodischen Verhalten der Tiere erkennen.

d) Exstirpationen und Implantationen

Nachdem das histologische Verhalten der Inkretorgane in ihrem jahres- und tageszeitlichen Rhythmus und die sich daraus ergebenden Beziehungen zur Jahres- und Tagesperiodik im vorhergehenden Abschnitt dargelegt worden sind, sollen anschließend noch die Resultate von Exstirpations- und Implantationsversuchen erörtert werden.

Werden die Tiere mittels eines dünnen Fadens (Perlonseide) zwischen Kopf und Thorax geschnürt, so wird dadurch jegliche lokomotorische Aktivität unterbunden. Lediglich die Extremitäten werden während der ersten beiden Tage nach der Schnürung zeitweise — aber völlig aperiodisch — geringfügig bewegt. Solche Tiere machen keinerlei Versuche, Nahrung aufzunehmen und bleiben für gewöhnlich nicht länger als 3 bis 5 Tage am Leben.[17]

Wird den geschnürten Tieren ein Paar Corpora allata in das Abdomen implantiert, so sind keine eindeutigen Reaktionen in bezug auf Steigerung der Aktivität und Anzeichen einer Periodizität zu verzeichnen. Das Implantieren erfolgte in der Weise, daß die unter Ringer-Lösung exstirpierten Drüsen dem Wirtstier nach Abspreizung eines Deckflügels und vorsichtiger Öffnung

[17] Wird solchen Tieren zweimal täglich Insekten-Ringer-Lösung injiziert (0,5 cm^3), so kann man sie 2 bis 3 Tage länger am Leben erhalten.

der Haut seitlich in das Abdomen geschoben wurden. Die Wunde wurde anschließend sofort mit Mastix-Kollodium verschlossen und der Vorderflügel wieder weitgehend in seine richtige Lage gebracht, ohne jedoch die normale Verfalzung der beiden Elytren wieder herstellen zu können, so daß durch diesen Eingriff der subelytrale Raum nicht mehr dicht abgeschlossen war, wie es normalerweise der Fall ist. Dieser Mangel dürfte die Ursache dafür sein, daß bei solchen Tieren der Wasserverlust infolge erhöhter Transpirationsrate weit größer ist, als es bei den nur geschnürten Tieren der Fall ist und sie demzufolge eine kürzere Zeit nach der Operation lebensfähig sind. Außerdem ist bei solchen Implantationen der Verlust an Körperflüssigkeit — und in diesem Fall ein irreversibler — doch recht beträchtlich, und daher sind auch keine eindeutigen Resultate zu erwarten.

Ähnlich verlaufen auch die Implantationsversuche mit Unterschlundganglien in das Abdomen geschnürter Tiere. In drei Fällen gelang es mir, jeweils das Gehirn und die Corpora allata in kürzester Zeit herauszupräparieren und in der oben angegebenen Weise in die Abdomen von drei geschnürten Wirtstieren zu implantieren. In der folgenden Nacht wurden sie in Aktographen gesetzt. In einem Falle wies das Aktogramm eine Aktivität mit allerdings geringer Intensität, aber deutlicher Periodik auf. Die Aktogramme aus der zweiten Nacht wiesen jedoch keine Aktivitätsanzeichen mehr auf, was sicherlich, wie schon erwähnt, auf die allgemeine physiologische Anomalität infolge des Wasserverlustes zurückzuführen ist.

Dieses Moment dürfte auch mitentscheidend dafür sein, daß die Implantation von Unterschlundganglion, Gehirn und Corpora allata in das Abdomen normaler Tiere keine eindeutigen Ergebnisse zeigt. Auch diese Tiere leben nicht länger als 3 bis 5 Tage, so daß eine effektive Wirkung der Implantation dadurch weitgehend beeinträchtigt wird. Zweifelhaft bleibt bei diesen Implantationsversuchen außerdem, wie groß unter günstigsten technisch-methodischen Bedingungen die Wirkung der implantierten Organe auf den Wirtsorganismus ist, da sie hier, obwohl von Hämolymphe umspült, herausgelöst aus ihrem anatomischen Verband und somit vor allen Dingen vom Atmungssystem abgetrennt sind. Und gerade an das Gehirn tritt ein ausgedehnter Tracheenplexus heran, so daß eine Implantation dieses Organs, aber auch der beiden anderen Organe doch sehr problematisch ist. Es ist daher fraglich, wie lange diese Organe im Wirtstier unter solchen Bedingungen funktionstüchtig sind. Man wird auch kaum fehlgehen, wenn man annimmt, daß nur die mit dem jeweiligen Organ mittransplantierte Wirkstoffmenge auf den Wirtsorganismus einwirkt und eine weitere Bildung des Wirkstoffes im Wirtstier überhaupt nicht oder nur geringfügig stattfindet. Erwähnt werden muß noch, daß jeweils nur ein Organ (Unterschlundganglion, Gehirn) bzw. ein Paar Corpora allata + Gehirn implantiert wurden.

Eine operative Entfernung der Corpora allata beim narkotisierten Tier ist technisch nicht möglich, da — wie bereits angeführt — ihr Aufsuchen infolge der umfangreichen Kopfmuskulatur und Tracheen sowie ihrer geringen Eigenfarbe außerordentlich schwierig ist. Aber auch das Ausbrennen der Drüsen mittels eines Secarex-Spezial-Apparates erweist sich technisch nicht viel weniger schwierig, da ihre Lage in unmittelbarer Nähe des Schlundes einerseits und des Bauchmarks andererseits äußerst ungünstig ist. Wo es mir in einigen Fällen gelungen war, eine der Drüsen oder sogar beide zu entfernen, waren gewöhnlich entweder der Schlund oder das Bauchmark verletzt, so daß das Aktivitätsverhalten dieser Tiere nach der Operation nicht gewertet werden kann.

Außer diesen Exstirpationsversuchen wurden noch die neurosekretorischen Zellen der Pars intercerebralis durch Elektrokoagulation ausgeschaltet. Dabei wurde den narkotisierten Tieren nach der weiter vorn (im Abschnitt Technik) angegebenen Methode ein kleines Stück Chitin dorsal aus der Chitinkapsel des Kopfes, in Höhe des Gehirns, ausgebrochen und der Bereich der neurosekretorischen Zellen mit 30 mA vorsichtig koaguliert. Anschließend wurde die Öffnung in der Kopfkapsel wieder mit dem Chitinstück und Mastix-Kollodium verschlossen.

Solche Tiere leben nach der Operation noch etwa 10 bis 15 Tage (je nach dem Feuchtigkeitsgehalt der Wohnluft). Sie zeigen in dieser Zeit gelegentlich lokomotorische Aktivität, die aber keine Periodizität erkennen läßt. Ein Versteck wird nicht immer aufgesucht; Eingrabungen unterbleiben allgemein. Geraten die Tiere in den ersten Tagen bei ihrer Ortsbewegung im Behälter mit Futter in Berührung, so versuchen sie, Nahrung aufzunehmen, d. h. die Mandibeln, die die Tiere für gewöhnlich (wenn auch nicht mehr normal) bewegen können, werden in das Fleisch- oder Birnenstück eingeschlagen. Ob nun in solchen Fällen von den Tieren effektiv Nahrung aufgenommen worden ist, kann nicht mit Sicherheit gesagt werden.

F. Diskussion

Die vorliegenden experimentellen Untersuchungen zeigen, daß die Aktivitätsperiodik der Carabiden nicht durch rhythmisch wechselnde exogene Umweltfaktoren bedingt sein kann, da sie auch nach deren Ausschaltung in ihrem Ablauf nicht wesentlich verändert wird. Vielmehr muß man auch hier — wie bei vielen anderen Wirbellosen — annehmen, daß die reizwirksamen Umweltbedingungen lediglich im Sinne eines Zeitgebers (s. S. 409) wirken. Dies gilt nicht nur für die Tages-, sondern auch für die Jahresperiodik.

Wenn naturgemäß das aktive Leben der poikilothermen Tiere ganz allgemein nur während der klimatisch günstigen Jahreszeit andauert, so überrascht es um so mehr, wenn bei den Carabiden außer der Winterruhe auch noch eine Sommerruhe eingehalten wird, obwohl in dieser Jahreszeit die abiotischen und sicherlich auch die biotischen Lebensbedingungen nicht schlechter sind als während der beiden Aktivitätsphasen. Von vornherein läßt sich somit keine kausale Beziehung der gegebenen Lebensbedingungen — zumindest der abiotischen — zu der Sommerdiapause der Tiere feststellen. Dies dürfte auch für die relative Luftfeuchtigkeit gelten, da sie nach den ermittelten Werten (Tab. 3) auch während dieser Zeit zweifellos der ökologischen Valenz der Tiere entspricht. Man muß daraus schließen, daß diese Größe überhaupt als Zeitgeber für das biologische Geschehen der Tiere keine wesentliche Bedeutung hat. Somit läßt sich für die Sommerdiapause kein reizwirksamer Faktor als Zeitgeber konkret fassen. Diese Feststellung unterstützt aber die Forderung nach endogenen Faktoren, bei denen sich offensichtlich im Laufe der Stammesgeschichte eine Autonomie der Rhythmik entwickelt hat und die damit die Jahresperiodik der Tiere ohne Zeitgeber zu steuern vermögen. Demzufolge bleibt die Rhythmik der Sommer- und Winterdiapause auch nach Abänderung der natürlichen Lebensbedingungen erhalten. Gleiches gilt auch für die Tagesperiodizität der Tiere.

Eine Autonomie der Rhythmik setzt aber ein Regulationssystem voraus, das gleich einer „inneren Uhr"

den Organismus stoffwechsel-physiologisch vorbereitet und somit die Aktivitäts- bzw. Ruhephase einleitet.

Wenn auch die physiologischen Untersuchungen über die Diapausen der Insekten noch nicht abgeschlossen sind, so sind doch schon deren bisherige Ergebnisse sehr aufschlußreich. Danach wird z. B. (nach Uschatinskaja, 1957) bei der Wanze Eurygaster mit Beginn der Diapause der Wassergehalt um 10—20% reduziert. Beim Kohlweißling (Pieris brassicae L.) wird der Monosaccharidgehalt auf Kosten des Glykogens erhöht. Ferner zeigt sich, daß vor allen Dingen jene Fermente, die die Gewebeatmung katalysieren, in ihrer Aktivität eine beträchtliche Abänderung erfahren: Die Aktivität des Oxydasenkomplexes (Polyphenoloxydase, Peroxydase) wird herabgesetzt, während die der Katalase im Verlauf der Diapause am höchsten ist. Interessanterweise lassen sich diese Veränderungen mit biochemischen Methoden schon wenige Tage vor der Ruheperiode erfassen. Die hier genannten Ergebnisse lassen den Schluß zu, daß der gesamte stoffwechselregulierende Fermentkomplex seinerseits von einem übergeordneten Koordinatensystem gesteuert wird.

An dem harmonischen Ablauf und der Koordinierung der biologisch-chemischen Vorgänge der tierischen Organismen sind nun zwei solche Systeme beteiligt: das Nervensystem und das Hormonsystem. Während ersteres bereits bei den einfachsten Metazoen ausgebildet ist, ist letzteres geradezu kennzeichnend für die Wirbeltiere. Unter den Wirbellosen finden sich Hormone — von gewissen Ausnahmen abgesehen — nach unseren bisherigen Kenntnissen nur bei den Athropoden. Hier hat das Hormonsystem bei den Insekten offensichtlich seine höchste Ausbildung erfahren. Und man wird kaum fehlgehen, wenn man es als eine korrelative Differenzierung des Nervensystems betrachtet, so daß beide, in enger Funktionsbeziehung stehend, mit nervös-hormonalen Reaktionsfolgen das gesamte biologische Geschehen der Tiere, wie Ruhe und Aktivität, Nahrungsaufnahme und Fortpflanzung, regulieren. Solche Reaktionsfolgen, die den Aktivitätsrhythmus der Carabiden steuern, haben zweifellos (ausschließlich?) in den neurosekretorischen Zellen des Gehirns und dem retrocerebralen System ihre morphologisch-substantielle Grundlage. Wenn auch zunächst noch keine experimentell gesicherten Angaben über den Wirkungsmechanismus der Corpora allata gemacht werden können, so steht andererseits ihr Funktionszyklus eindeutig in enger Beziehung zur lokomotorischen Aktivitätsperiodik dieser Tiere. Dies gilt nicht nur für die Jahresperiodik, sondern auch zur Tagesperiodik läuft der Arbeitsrhythmus der Zellkerne dieser Drüsen parallel. Für eine solche Regulierung des Aktivitätsverhaltens der Tiere durch diese Organe gibt es mehrere Möglichkeiten. So kann z. B. ein von diesen Drüsen gebildetes Hormon direkt oder indirekt Reaktionsfolgen des motorischen Apparates auslösen. In diesem Sinne äußert sich auch Koller (1948), wenn er von einem „myotropen Hormon" spricht. Oder: Ein von den Corpora allata abgegebenes Inkret stimuliert zunächst andere Organe, indem es an deren stoffwechselregulierenden Fermentkomplex angreift und somit mittelbar die Aktivität der Tiere steuert. Neuere Untersuchungen haben diese Annahme durch die Wirkung des Inkretes der Corpora allata auf verschiedene Organe wie Herz, Darm und Malpighische Gefäße bei Larven und bei Imagines bestätigt (Unger, 1956; Enders, 1956; Gersch, 1955, 1956).

Anders lautende Ergebnisse über die Aktivitätsrhythmik der Schabe (Periplaneta americana L.) hat Harker (1956) veröffentlicht. Danach haben Implantationen von Corpora allata, Corpora cardiaca und Gehirnen keine rhythmische Wirkung auf dekapitierte Tiere, während eine solche von implantierten Unterschlundganglien erreicht wird. Damit ist allerdings nicht gesagt, daß in allen Insektenordnungen ähnliche Verhältnisse herrschen. Vielmehr ist zu erwarten, daß innerhalb dieser Ordnungen beim nervös-hormonalen Regulationssystem eine bestimmte anatomisch-funktionelle Differenzierung besteht. Inwieweit die lokomotorische Aktivitätsperiodik bei diesen Tieren mit einem oder mehreren anderen biologischen Rhythmen, wie der Fortpflanzung, komplexhaft gekoppelt ist, soll hier nicht entschieden werden.

In jüngster Zeit sind vor allen Dingen immer wieder die Corpora allata der Imagines mit der Fortpflanzung in Zusammenhang gebracht (Joly, 1945, 1950; Scharrer, 1948; Wigglesworth, 1948) und speziell für die Follikelreifung verantwortlich gemacht worden. Doch hat sich diese Funktion der Drüsen für alle pterygoten Insekten nicht verallgemeinern lassen. Mit einer solchen Bedeutung der Corpora allata stehen auch Untersuchungen Pflugfelders (1948) an der Honigbiene nicht im Einklang, der diese Organe bei Königinnen, Arbeitsbienen und Drohnen genauer untersucht hat. Man sollte in diesem Falle erwarten, daß, sollten die Corpara allata infolge Bildung eines gonadotropen Hormons an der normalen Eireifung direkt beteiligt sein, die Zellkerne dieser Organe bei der Königin weitaus am größten seien, da sie bekanntlich allein für die Fortpflanzung verantwortlich ist. Doch ganz das Gegenteilige ist der Fall: die mittlere wie die maximale Kerngröße dieser Organe bei Arbeiterinnen werden bei der Königin bei weitem nicht erreicht. Die Volumenverhältnisse der Corpora allata der Arbeitsbiene, Königin und Drohne verhalten sich wie 21 : 17 : 10 und stehen eher mit der unterschiedlichen Aktivität der Kastentiere in Beziehung. Auch bei Bombyx mori und anderen Lepidopteren erfolgt eine normale Eientwicklung, wenn die Corpora allata auf dem letzten Larvenstadium entfernt worden sind (Williams, 1946). Gegen eine solche Verallgemeinerung der Funktion dieser Organe spricht auch ihre volumetrische Zunahme bei den Carabiden bei beiden Geschlechtern. Allerdings soll nach Joly (1945) die volle Entwicklung der Eier bei Dytiscus marginalis L. vom Corpus allatum abhängig sein und soll dort sogar direkt auf die Oozyten einwirken. Obwohl ich bei meinen Untersuchungen histochemisch noch keine Wirkstoffe eindeutig nachweisen konnte, ist doch in jüngster Zeit in den Corpora allata von Dixippus morosus papierchromatographisch mindestens ein Hormon ermittelt worden (Gersch und Unger, 1957).

Die Volumenzunahme der Corpora allata bei den Carabiden muß auf die Kernvergrößerung dieser Organe zurückgeführt werden. Die Vergrößerung der Kernvolumina in der Aktivitätsperiode beruht höchstwahrscheinlich auf Endomitosen, da die Chromatinstrukturen bei den Arbeitskernen quantitativ umfangreicher sind als bei Ruhekernen. Solche Endomitosen sind nicht nur bei Insekten, sondern auch bei Säugetieren und Blütenpflanzen beobachtet worden. Es dürfte sich hierbei nicht um sogenannte Kernanaplasien handeln, bei denen die Volumenzunahme der Kerne mit gesteigerter Funktion in Form einer Aufblähung erfolgt.

Interessanterweise verläuft nun parallel zum Funktionsrhythmus der Corpora allata der Sekretionszyklus der neurosekretorischen Zellen in der Pars intercerebralis. Die Bedeutung dieser Zellen für die Funktion der Corpora allata und damit auch für die lokomotorische Aktivitätsrhythmik erhellt die Tatsache, daß die „Entleerung" der A-Zellen zeitlich der Volumenzunahme der allata-Kerne vorausgeht. Aus diesen Befunden darf

man zweifellos eine korrelative Beziehung der Neurosekretionszellen zu den Corpora allata ableiten. Demzufolge lassen die Corpora allata hinsichtlich ihrer Kernvolumina keine Aktivität erkennen, wenn die neurosekretorischen Zellen exstirpiert worden sind. Ähnliche Resultate wurden auch von E. Thomsen (1948) bei Calliphora erzielt. Obwohl sich histologisch kein lückenloser Sekrettransport vom Gehirn bis in die Corpora allata nachweisen läßt, liegt dennoch auf Grund der bestehenden rhythmischen Beziehungen eine hormonale Regulation dieser Drüsen durch das Neurosekret des Gehirns sehr nahe. Für diese Auffassung spricht zudem noch die Tatsache, daß man im Nervus corporis allati häufig Sekretgranula feststellen kann. Es ist aber auch möglich, daß das Inkret nicht unmittelbar auf die Corpora allata einwirkt, sondern lediglich die Funktion ihrer Nerven reguliert.[18] Die Bildung der Sekrete der Neurosekretionszellen erfolgt höchstwahrscheinlich direkt im Kern, auch wenn der Übertritt von geformten Sekreten in das Zellplasma lichtmikroskopisch nicht festgestellt werden kann. Es ist aber auch durchaus möglich, daß die Sekrete in molekularer oder partiell-molekularer Form durch die Kernmembran permeieren, um unter bestimmten physikalischen und biochemischen Bedingungen im Plasma der Zelle zu aggregieren. Für eine solche Deutung der Sekretbildung lassen sich als methodologische Kriterien die histochemischen und vor allen Dingen die karyometrischen Befunde heranziehen, nach denen parallel zur Sekretzunahme im Cytoplasma eine Verminderung der Kernvolumina einhergeht. Problematischer allerdings ist die Erklärung der Sekretionsrhythmik dieser Zellen selbst, da die Ausschüttung der Sekrete vor allen Dingen zeitlich, nämlich der Tagesrhythmik einerseits und der Jahresrhythmik andererseits, recht unterschiedlich ist. Diese Tatsache erschwert die Annahme einer autonom-endogenen Rhythmik dieser Zellen, obwohl es sich um Drüsennervenzellen handelt. Die Ausschüttung der Sekrete kann aber auch auf Impulse hin erfolgen, die vom Zentralnervensystem ausgehen.

Trotz der hier noch ungeklärten Fragen kann an einer endogenen Steuerung der Aktivitätsperiodik der Carabiden kein Zweifel bestehen. Von dieser Feststellung ausgehend soll nun hier versucht werden, die Diapause der adulten Insekten näher zu kennzeichnen. Danach ist sie ein mehr oder weniger endogen fixierter Ruhezustand, in dem die lokomotorische Aktivität alle Merkmale einer Akinese zeigt. Analog des Winter- bzw. Sommerschlafes der Säugetiere ist auch während der Diapause die Sinnestätigkeit weitgehend herabgesetzt. Wie die Schlafzustände der Säuger wird sie physiologisch vorbereitet, indem durch nervös-hormonale Einwirkungen ein latenter physiologischer Zustand erreicht wird. Die Reaktionsgeschwindigkeit sämtlicher biochemischer Prozesse und damit deren Energiefälle sind während dieser Zeit auf einen Minimalwert inhibiert und damit auch die „innere organische Aktivität" bis zu einem bestimmten Grad herabgesetzt. Dadurch unterscheidet sich die Diapause grundlegend von einer experimentell erzeugten arhythmischen Kälte- bzw. Trockenstarre zahlreicher poikilothermer Tiere. Letztere dürften, phylogenetisch gesehen, die Vorläufer der Winter- bzw. Sommerdiapause sein.

Die Corpora cardiaca sind mit dem Gehirn durch zwei Nervenpaare verbunden. Histologische und anatomische Befunde weisen auf eine Verschmelzung mit dem Hypocerebralganglion hin, das bei den Carabiden morphologisch nicht nachweisbar ist. Eine eindeutige Rhythmik, in morphologischer oder histologischer Hinsicht, die mit der Periodik der Tiere in Beziehung steht, ist nicht zu erkennen. Wieweit die meistens in größerer Menge angetroffenen Sekrete in diesen Drüsen von den Hirndrüsenzellen als „Speichersekrete" stammen, ließ sich experimentell nicht einwandfrei nachweisen. Sicherlich ist der glanduläre Anteil dieser Organe zur selbständigen Sekretion befähigt, obwohl geformte Sekrete in ihnen niemals interzellular zu finden sind. Von weiteren eingehenderen Untersuchungen dieser Organe und ihren Funktionen wurde Abstand genommen, da sie mir für die hier zu erörternden Fragen weniger bedeutsam erschienen. Ihre enge Beziehung zum Dorsalgefäß legt eine Überführung der Sekrete oder Teile derselben in dieses Gefäß nahe. Wenn es auch nur einmal gelang, im Dorsalgefäß tröpfchenförmige Sekrete sichtbar zu machen, so ist es durchaus möglich, daß die negativen Ergebnisse in weiteren Fällen auf Mängel der angewendeten Technik zurückzuführen sind.

Die beiden charakteristischen Zellgruppen dorsal auf dem Unterschlundganglion lassen zwar histochemisch keine eindeutige Sekretion erkennen, doch ist damit definitiv noch nicht bewiesen, daß sie keine Sekrete bilden. Immerhin ist die Plasmabeschaffenheit bei allen Zellen nicht einheitlich, und auch die Kernvolumina sind nicht immer konstant. Vielleicht lassen sich diese Ergebnisse durch Anwendung anderer Fixierungs- und Färbemethoden korrigieren.

G. Ergebnisse

1. Die lokomotorische Aktivität der Carabiden läßt eine charakteristische Jahres- und Tagesperiodizität erkennen, die nicht durch rhythmisch wechselnde Umweltfaktoren bedingt sind. Jahres- und Tagesperiodik sind diphasisch.
2. Die Umweltfaktoren wirken nur als Zeitgeber, indem sie lediglich die autonom ablaufenden Lebensäußerungen mit den astronomischen Verhältnissen synchronisieren.
3. Zur lokomotorischen Jahres- und Tagesperiodik stehen Sekretionsrhythmen der Corpora allata und der neurosekretorischen Zellen des Gehirns in enger Beziehung.
4. Die Corpora allata liegen als paarige Organe zu beiden Seiten des Schlundes im Kopf und stehen jeweils mit einem Nerv mit den Corpora cardiaca in Verbindung. Es sind runde bis ellipsoide, kompakte Gebilde mit zahlreichen Kernen ohne sichtbare Zellgrenzen.
5. Mit den jahreszeitlichen Aktivitäts- und Ruhephasen der Tiere läuft eine Volumenvergrößerung bzw. -verminderung der Corpora allata parallel, die ihrerseits auf Vergrößerung bzw. Verminderung der Kernvolumina beruht. Mitosen und Amitosen sind nicht festzustellen.
6. Auch mit der Tagesperiodik der Tiere geht ein Arbeitsrhythmus der Kerne parallel. Zahlreiche Kerne vergrößern sich dabei zu Riesenkernen, deren sichtbare Strukturen sich währenddessen vermehren.
7. Eine dorso-mediale Zellgruppe in der Pars intercerebralis des Gehirns zeigt eine Sekretionstätigkeit. Diese Zellen werden daher als neurosekretorische Zellen bezeichnet. Zwei verschiedene Zelltypen (A- und B-Zellen) lassen auf einen Sekretionszyklus schließen, der sich in einer Ab- und Zunahme der Anzahl der sekretbeladenen A-Zellen äußert.

[18] Diese Möglichkeit wurde in einer mündlichen Besprechung von Herrn Dr. Tembrock erwogen.

8. Die Bildung der Sekrete oder Teile derselben erfolgt im Kern, und sie werden vorübergehend im Plasma gestapelt. Der Abtransport der Sekrete wird von einem Nervenpaar besorgt, das die neurosekretorischen Zellen mit den Corpora cardiaca und den Corpora allata verbindet.

9. Der Sekretionszyklus der neurosekretorischen Zellen geht der Aktivität der Corpora allata voraus, die offensichtlich von jenen hormonal stimuliert werden. Demzufolge unterbleibt ihre Aktivität, wenn die Neurosekretionszellen exstirpiert werden.

10. Die Corpora cardiaca liegen als paarige Organe seitlich des Schlundes vor den Corpora allata in unmittelbarer Nähe des Gehirns. Mit diesem ist jede Drüse durch ein Nervenpaar verbunden, von dem der stärkere Nerv (Nervus corporis cardiacis inferior) sehr häufig feine Sekretgranula erkennen läßt. Es handelt sich hierbei höchstwahrscheinlich um den Abtransport von Neurosekreten aus den Drüsennervenzellen des Gehirns. Histologische Befunde und vergleichend anatomische Betrachtungen deuten darauf hin, daß die Corpora cardiaca jeweils mit Teilen des Hypocerebralganglions, das den adulten Carabiden fehlt, während der Embryogenese verschmelzen und somit eine morphologische Einheit bilden.

11. Unterschiedlich große Sekretmengen werden zu jeder Jahreszeit gefunden, so daß sich an diesen Organen weder histochemisch noch histologisch eine Beziehung der Aktivitätsperiodik der Tiere nachweisen läßt.

12. Am Gehirn lassen sich morphologisch noch deutlich ein Proto-, Deuto- und Tritocerebrum unterscheiden.

13. Vor dem Gehirn liegt das unpaare Frontalganglion, das durch zwei Frontalkonnektive mit dem Tritocerebrum verbunden ist. Ein weiterer unpaarer Nerv zieht von diesem Ganglion als Nervus recurrens dorsal vom Schlund nach hinten und endet im Abdomen in zwei dünnen Nerven. Eine sekretorische Tätigkeit läßt sich nicht eindeutig nachweisen.

14. Zwei charakteristische Zellgruppen dorsal auf dem Unterschlundganglion lassen bei den hier angewendeten Methoden keinen eindeutigen Funktionsrhythmus erkennen.

15. Die Thorakal- und Abdominalganglien stimmen in ihrem histologischen Aufbau weitgehend überein; sekretorische Zellen treten hier in ganz vereinzelten Fällen auf.

16. Durch Exstirpationen und Implantationen können die histologischen und histochemischen Befunde nur zum Teil bestätigt werden, da das Objekt für solche Versuche ungeeignet erscheint.

LITERATUR

Aschoff, J., Zeitgeber der tierischen Tagesperiodik. Naturw. **41**, 49 (1954).

Ders., Exogene und endogene Komponente der 24-Stunden-Periodik bei Tier und Mensch. Naturw. 21 (1955).

Aschoff, J., und U. Meyer-Lohmann, Die Aktivitätsperiode von Nagern im künstlichen 24-Stunden-Tag mit 6—24 Stunden Lichtzeit. Ztschr. vergl. Phys. **37**, (1954/1955).

Bargmann, W., Neurosekretion und hypothalamisch-hypophysäres System. Dt. med. Wschr. 45 (1953).

Ders., Das Zwischenhirn-Hypophysensystem. Berlin—Göttingen—Heidelberg 1954.

Brandenburg, J., Das endokrine System des Kopfes von Andrena vaga PZ. (Ins. Hymenopt.) und Wirkung der Stylopisation (Stylops, Ins. Strepsipt.). Zschr. Morph. u. Ökol. Tiere **45**, 343—364 (1956).

Bretschneider, Fr., Über die Gehirne des Goldkäfers und des Lederlaufkäfers. Zool. Anz. 43 (1913/14).

Buddenbrock, W. v., Vergleichende Physiologie. Bd. 4, Hormone, Basel 1950.

Butenandt, A., Über Wirkstoffe des Insektenreiches. Naturw. Rdsch. 9 (1954).

Butenandt, A., und P. Karlson, Über die Isolierung eines Metamorphosehormons der Insekten in kristallisierter Form. Zschr. Naturforsch. **9 b**, 389 (1954).

Cloudsley, L. J., und Thomson, Studies in diurnal rhythms. Journ. of Exp. Biol. **33**, 576—582 (1956).

Delkeskamp, K., Biologische Studien über Carabus nemoralis Müll. Dissertationsarbeit, Berlin 1930.

Döhring, E., Zur Biologie des Großen Eichenbockkäfers (Cerambyx cerdo L.) unter besonderer Berücksichtigung der Populationsbewegungen im Areal. Zschr. angew. Zool. 3 (1955).

Eidmann, H., Über rhythmische Erscheinungen bei der Stabheuschrecke (Carausius morosus Br.). Zschr. vergl. Phys. 38 (1956).

Enders, E., Die hormonale Steuerung rhythmischer Bewegungen von Insektenovidukten. Zool. Anz. 19, Supplementband 1956.

Engelmann, F., und M. Lüscher, Die hemmende Wirkung des Gehirns auf die Corpora allata bei Leucophaea maderae (Orthoptera). Zool. Anz. 20, Supplementband.

Ders., Zur Frage der Auslösung der Metamorphose bei Insekten. Naturw. 2 (1956).

Gabe, M., Données histologiques sur la neurosécrétion chez les Arachnides. Arch. d'Anat. microsc. **44**, 351—383 (1935).

Gersch, M., Das Hormonsystem der Insekten auf Grund neuerer Forschungsergebnisse. In: Bericht über die Hundertjahrfeier der Dtsch. Entomol. Gesellsch. Berlin 1956.

Ders., Untersuchungen zur Frage der hormonalen Beeinflussung der Melanophoren bei der Corethralarve. Zschr. vergl. Phys. 39. Bd., Heft 2 (1956).

Ders., Das Hormonsystem der Insekten. Forsch. u. Fortschr. 1 (1957).

Gersch, M., und G. Mothes, Neurohormonaler Wirkungsantagonismus beim Farbwechsel von Dixippus morosus. Naturw. **43**, 542 (1956).

Gersch, M., und H. Unger, Nachweis von Neurohormonen aus dem Nervensystem von Dixippus morosus mit Hilfe papierchromatischer Trennung. Naturw. 5 (1957).

Harker, E. J., Factors controlling the diurnal rhythm of activity of Periplaneta americana L. Journ. of Exp. Biol. **33**, 224—234 (1956).

Hanström, B., Vergleichende Anatomie des Nervensystems der wirbellosen Tiere. Berlin 1928.

Ders., Inkretorische Organe, Sinnesorgane und Nervensystem des Kopfes einiger niederer Insektenordnungen. Berlin 1940.

Ders., Die Corpora cardiaca und Corpora allata der Insekten. Biol. gen. 15 (1941).

Hempel, G., und I. Hempel, Über die tägliche Verteilung der Laufaktivität bei Käfern des Hohen Nordens. Naturw. **33**, 77/78 (1955).

Hesse, R., und F. Doflein, Tierbau und Tierleben. Bd. 2, 2. Aufl., Jena 1943.

Horstmann, E., Tageszeitliche Periodizität der Pigmentwanderungen in den Augen von Noctuiden. Biol. Zbl. 55 (1935).

Hubel, H., Die inkretorischen Zellelemente im Gehirn der Lumbriciden. Roux' Arch. f. Entw. Mech. 146 (1952 bis 1954).

Ders., Über die Beziehungen der Neurosekretion zum Regenerationsgeschehen bei Lumbriciden nebst Beschreibung eines neuartigen neurosekretorischen Zelltyps im Unterschlundganglion. Roux' Arch. f. Entw. Mech. 149 (1956).

Huber, F., Sitz und Bedeutung nervöser Zentren für Instinkthandlungen beim Männchen v. Gryllus campestris L. Zschr. Tierpsychol. **12**, 1—68 (1955).

Kaiser, P., Histologische Untersuchungen über die Corpora allata und Prothoraxdrüsen der Lepidopteren in bezug auf ihre Funktion. Roux' Arch. **144**, 99 (1949).

Kalmus, H., Tagesperiodisch verlaufende Vorgänge an der Stabheuschrecke (Dixippus morosus) und ihre experimentelle Beeinflussung. Zschr. vergl. Phys. 25 (1938).

Karlson, P., Biochem. Probleme der Insektenmetamorphose. Zool. Anz. (18. Supplementband), Verh. d. Dtsch. Zool. Gesellsch. 1954.

Knowles, F., Farbwechsel und Neurosekretion der Krebse. Endeav. 54 (1955).

Köpf, H., Zur Topographie und Morphologie neurosekretorischer Zentren bei Drosophila. Naturw. 5 (1957).

Ders., Über Neurosekretion bei Drosophila. Biol. Zbl. 1

Koller, G., Vergleichende Physiologie der Hormonwirkungen. 5. Colloqu. d. Ges. f. physiol. Chem. 1954.

Ders., Zur Frage der hormonalen Steuerung bei rhythmischen Eingeweidebewegungen von Insekten. Zool. Anz. (18. Supplementband). Verh. d. Dtsch. Zool. Gesellsch. 1954.

Kühn, A., Vorlesungen über Entwicklungsphysiologie. Berlin—Göttingen—Heidelberg 1955.

Kühn, A., und A. Piepho, Die Reaktionen der Hypodermis und der Versonschen Drüsen auf das Verpuppungshormon bei Ephestia kühniella. Biol. Zbl. 58 (1938).

Lees, A. D., The Physiology of diapause in Athropods. Cambridge 1955.

Lerma, B. de, Corpora cardiaca et neurosécrétion protocérébrale chez le Coléoptère Hydrous Piceus L. Ann. Sc. Nat., Zool., 11. sér., 1956.

Lubet, P., Cycle neurosétoire chez Chlamys varia L. et Mytilus edulis (Mollusques lamellibranches). C. r. Acad. Sci. **241**, 119—121 (1955).

Merkel, F. W., Untersuchungen über tages- und jahresperiodische Aktivitätsänderungen bei gekäfigten Zugvögeln. Zschr. Tierpsychol. 13 (1956).

Nabert, A., Die Corpora allata der Insekten. Zschr. Wiss. Zool. 104 (1913).

Nagyar, K. K., The endocrine Organs of the adult wheat-blossom midge, Sitodiplosis mosellana Gehin (Cecidomyiidae Diptera). Proc. Zool. Soc. **9**, 13—18 (1956).

Ders., Effect of exstirpation of neurosekretoric cells on the methamorphosis of Iphita limbata Stal. Currend. Sci. **25**, 192—193 (1956).

Ders., The Structure of the Corpus Allatum of Iphita limbata (Hemiptera). Quart. J. of Micro. Sci. 97 (1956).

Peczenik, O., Über den Einfluß der Nahrung auf Aktivität und Ruhe. Pflüg. Arch. 217 (1927).

Pflugfelder, O., Bau, Entwicklung und Funktion der Corpora allata und cardiaca von Dixippus morosus. Zschr. wiss. Zool. 149 (1937).

Ders., Weitere experimentelle Untersuchungen über die Funktion von Corpora allata von Dixippus morosus. Zschr. wiss. Zool. 151 (1938).

Ders., Untersuchungen über die histologischen Veränderungen und das Kernwachstum der Corpora allata von Termiten. Zschr. wiss. Zool. 150 (1938).

Ders., Tatsachen und Probleme der Hormonforschung bei Insekten. Biol. gen. 15 (1941).

Ders., Volumetrische Untersuchungen an den Corpora allata der Honigbiene. Biol. Zbl. 67 (1948).

Ders., Entwicklungsphysiologie der Insekten. Stuttgart 1953.

Piepho, H., Über das Ausmaß der Artungsspezifität von Metamorphosehormonen bei Insekten. Biol. Zbl. 69 (1950).

Plagge, E., Weitere Untersuchungen über das Verpuppungshormon bei Schmetterlingen. Biol. Zbl. 58 (1938).

Rehm, M., Sekretionsperioden neurosekretorischer Zellen im Gehirn von Ephestia kühniella. Zschr. Naturforsch. **5 b**, 167 (1950).

Ders., Die zeitliche Folge der Tätigkeitsrhythmen inkretorischer Organe von Ephestia kühniella während der Metamorphose und des Imaginallebens. Roux' Arch. f. Entw. Mech. 145 (1951/52).

Rensch, Aktivitätsphasen von Cicindela-Arten in klimatisch stark unterschiedlichen Gebieten. Zool. Anz. 158 (1957).

Scharrer, B., Über sekretorisch tätige Nervenzellen bei wirbellosen Tieren. Naturw. **25**, 131 (1937).

Ders., Hormones in Insects. In: The Hormones, Physiology, Chemistry and Applications. Hrsg. v. G. Pincus u. K. V. Thimann, **1**, 121—158 (1947).

Ders., Über neuroendokrine Vorgänge bei Insekten. Pflüg. Arch. 255 (1952).

Scharrer, E., und B. Scharrer, Neurosekretion. In: Handb. der mikrosk. Anat. d. Menschen. Bd. 6/5 (1954).

Schrader, K., Untersuchungen über die Normalentwicklung des Gehirns und Gehirntransplantationen bei der Mehlmotte Ephestia kühniella Zeller nebst einigen Bemerkungen über das Corpus allatum. Biol. Zbl. 58 (1938).

Schrödter, H., und H. W. Nolte. Die Abhängigkeit der Aktivität des Rapserdflohs (Psylliodes chrysocephala) von klimatischen Faktoren, insbesondere Licht, Feuchtigkeit, Temperatur. Beitr. z. Entomol. 4 (1954).

Sloper, J. C., Presence of a Substance Rich in Protein-bound Cystine or Cysteine in the Neurosecretory System of an Insect. Nat. **179**, 148—149 (1957).

Symposium Neurosekretion: Pubbl. de. Staz. Zoo. di Nap. 24. Supplementband.

Szymanski, J. S., Aktivität und Ruhe bei Tieren und Menschen. Zschr. Allgem. Phys. 18 (1920).

Thomsen, E., Functional significance of the neurosecretory brain cells in the female blow-fly, Calliphora erythrocephala Meig. Nat. **161**, 439 (1948).

Ders., Functional significance of the neurosecretory brain cells and the corpus cardiacum in the female blow-fly, Calliphora erythrocephala Meig. Journ. of Exp. Biol. **29**, 137—172 (1952).

Unger, H., Neurohormonale Steuerung der Herztätigkeit bei Insekten. Naturw. 3 (1956).

Uschatinskaja, R. S., Physiologische Untersuchungen über die Diapause der Insekten. In: Bericht über die Hundertjahrfeier der Dtsch. Entomol. Gesellsch. Berlin (1956).

Weber, H., Grundriß der Insektenkunde. 3. Aufl., Stuttgart 1955.

Werner, G., Tänze und Zeitempfinden der Honigbiene in Abhängigkeit von Stoffwechsel. Zschr. vergl. Physiol. 36 (1954).

Weyer, F., Über drüsenartige Nervenzellen im Gehirn der Honigbiene (Apis mellifica L.). Zool. Anz. 111—112 (1935).

Wiedenbrauck, J., Vom Spinnen bei Schmetterlingsraupen und seiner Abhängigkeit von Metamorphosehormonen. Zschr. Tierpsychol. 12 (1955).

Wigglesworth, V. B., The function of the Corpus Allatum in the Crowth and Reproduction of Rhodnius prolixus (Hemiptera). Quarter. Journ. Mikr. Sc. 79 (1937).

Ders., Physiologie der Insekten. 5. Aufl. Basel—Stuttgart 1955.

Young, J. Z., Die Organisation im Inneren der Nervenzellen. Endeav. 57 (1956).

Zang, R., Beiträge zur Biologie von C. nemoralis. Allg. Zschr. Entomol. **6**, 273—276 (1901).

(Eingegangen: 24. 1. 1959)

Zusammenfassung

HERBERT KLUG:

Histologisch-physiologische Untersuchungen über die Aktivitätsperiodik bei Carabiden

Die jahres- und tageszeitliche lokomotorische Aktivitätsperiodik der Carabiden wird durch endogene Faktoren bedingt, wobei die rhythmischen Umweltbedingungen nur als Zeitgeber wirken. Mit der Jahres- und Tagesperiodik stehen Sekretionsrhythmen der paarigen Corpora allata und der neurosekretorischen Zellen der Pars intercerebralis in enger Beziehung. Bei den Corpora allata zeigt sich dies in einer rhythmischen Veränderung ihres Volumens und ihrer Kernvolumina, bei den neurosekretorischen Zellen in einer periodischen Änderung der Anzahl der sekretbeladenen Zellen. Histologische und histochemische Untersuchungen der paarigen Corpora cardiaca, des Frontalganglions und des Unterschlundganglions lassen keine Beziehung zur Aktivitätsperiodik erkennen.

ХЕРБЕРТ КЛУГ:

Гистологически — физиологические исследования периодики активности у карабид

Периодический ритм двигательной активности, связанный с временами года и дня у карабид, обуславливается эндогенными факторами, причем ритмические условия внешней среды действуют только в смысле указателя времени.

Тесная связь существует между периодикой времен года и дня и ритмикой выделений парных Corpora allata и нейросекреторными клетками pars intercerebralis corpora allata это выявляется в ритмическом изменении их объёма и объёма их ядер, в нейросекреторных клетках — в периодическом изменении количества насыщенных секретом клеток. Гистологические и гистохимические исследования парных corpora cardiae, фронтального ганглия и подглоточ ногоганглия не выявляли связей с периодикой активности.

HERBERT KLUG:

Histological-physiological studies on the periodicity of activity of Carabids

The periodicity of the locomotory activity of Carabids in the seasons and in the times of day is determined by endogenous factors, with the rhythmic environment conditions acting as timing releases only. Closely connected with the periodicity of seasons and times of day are the rhythms of secretion of the paired Corpora allata and the neurosecretory cells of the Pars intercerebralis. The Corpora allata show this by a rhythmic change in their volume and in their nuclear volumes, the neurosecretory cells by a periodic change in the number of secretion-loaded cells. Histological and histochemical examinations of the paired Corpora cardiaca, of the frontal ganglion, and of the lower pharyngal ganglion did not reveal connections to the periodicity of activity.

HERBERT KLUG:

Analyses histologiques et physiologiques des changements périodiques d'activité, chez les Carabides

Les changements périodiques d'activité locomotrices tels qu'ils se montrent dans les saisons et aux heures différentes de la journée, dépendent de facteurs endogènes. Les conditions rythmiques du milieu n'y jouent que le rôle de chronométreur. A ces changements quotidiens et annuels sont étroitement liés les rythmes de secrétion des corpora allata conjugés et des cellules nerveuses de secrétion de la pars intercérébralis. Ceci se montre chez les corpora allata conjugés par la modification rythmique de leur volume et de celui de leurs noyaux et, chez les cellules nerveuses de secrétion, par le changement périodique du nombre des cellules chargées de secrétion. Des analyses histologiques et histochimiques des corpora cardiaca conjugés, le ganglion frontal et le ganglion de la gorge inférieure ne montrent aucune relation avec les changements périodiques d'activité.